Ueber einige vivipare Pflanzen

und

die Erscheinung der Apogamie

bei denselben.

Inaugural-Dissertation,

der philosophischen Fakultät der Universität zu Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Ernst Hugo Hunger,

Oberlehrer an der Realschule zu Bautzen.

Bautzen 1887.

Verlag von Ed. Rühl.

Ueber einige vivipare Pflanzen

und

die Erscheinung der Apogamie

bei denselben.

Inaugural-Dissertation,

der philosophischen Fakultät der Universität zu Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Ernst Hugo Hunger,
Oberlehrer an der Realschule zu Bautzen.

Bautzen 1887.

Verlag von Ed. Rühl.

Referent: **K. Goebel.**

Unter dem Begriff der Viviparie hat man in der Botanik die verschiedenartigsten Vorkommnisse umfafst. A. Braun [1]) stellt in seiner Abhandlung: „Über Polyembryonie und die Keimung von Caelebogyne“ die mannigfachen Verhältnisse, die man mit jenem Ausdruck bezeichnet, in einer für den damaligen Standpunkt an Vollständigkeit wohl nichts zu wünschen übrig lassenden Weise zusammen. Im Vorliegenden kommt vorwiegend die Form der Viviparie in Betracht, welche von Braun als die häufigst verbreitete bezeichnet wird und welche man mit gutem Rechte Viviparie im engeren Sinne nennen könnte. Es ist darunter „das Auftreten von vegetativen Knospen, abfallenden Bulbillen oder auch wurzelschlagenden Laubsprossen an der Stelle oder in der Nähe der Blüten“ verstanden, „durch deren Entwickelung die Blütenbildung zuweilen ganz verdrängt, in anderen Fällen die Fruchtbarkeit der Blüten beeinträchtigt oder ganz verhindert wird.“ Die geschilderte Erscheinung findet sich bei einer im Verhältnis zur Gesamtzahl aller jetzt lebenden Pflanzen nur kleinen Zahl von meist den Monocotylen angehörigen Pflanzen. Man kennt sie seit langem schon an einigen Gräsern [2]), an

---

[1]) A. Braun, Über Polyembryonie etc. Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. Berl. 1860.

[2]) Braun l. c. pag. 179 beobachtete Viviparie an Poa bulbosa, alpina, Lolium perenne, Aira caespitosa, Agrostis alba, Phleum phalaroides und Alopecurus pratensis. Masters giebt in seiner „Vegetable Teratology“, Lond. 69, pag. 169 noch folgende Arten

Juncaceen [1]) und Cyperaceen [2]), an mehreren Allium- [3]), Gagea- [4]) und Liliumarten [5]). Sie ist ferner an Alisma natans, Chlorophytum Sternbergianum, Marica longifolia, an mehreren Dioscoreen [6]), an einigen Fourcroya- [7]) und Agavearten [8]), an der Ananas, bei Begonia [9]), Polygonum viviparum und bulbiferum [10]), Eryngium viviparum, mehreren Saxifrageen [11]) und anderen Pflanzen beobachtet worden.

Wiederholt hat das abnorme Verhalten der genannten Pflanzen die Morphologen zu eingehenden Untersuchungen veranlafst: Schacht, von Mohl, A. Braun, Irmisch, Peter-Petershausen, Buchenau, in neuester Zeit Goebel, Frank

---

an: Poa annua, trivialis, pratensis, angustifolia, laxa, Dactylis glomerata, Cynosurus cristatus, Festuca nemoralis und ovina, Glyceria fluitans und aquatica. Nach Eichler: Über einige Inflorescenzbulbillen pag. 176 im Jahrbuch des Königl. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin. Berl. 1881. Gebr. Borntraeger.

[1]) Buchenau, Abhandlungen des naturw. Vereins zu Bremen 1870 beschreibt pag. 392 das Verhalten von J. supinus und pelocarpus; am J. lamprocarpus konnte die Erscheinung durch Feuchthalten hervorgerufen werden. Braun l.c. p. 180 nennt noch J. uliginosus.

[2]) Scirpus atrovirens, radicans, Eleocharis prolifera und Isolepis prolifera, inclinata, Dichronema puberula nach Braun, Eichler, Frank (Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. Trewendt).

[3]) Braun, l. c. pag. 178: A. oleraceum, carinatum, vineale, Scorodoprasum, Ophioscorodon, Cepa var. proliferum.

[4]) G. Liortardi, arvensis, bulbifera nach Braun.

[5]) L. bulbiferum, tigrinum, lancifolium nach Braun.

[6]) D. Batatas, bulbifera, triphylla nach Braun.

[7]) Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie II. Teil. Berl. 59. pag. 477 beschreibt F. gigantea, Eichler l. c. noch F. Roezlii und undulata. Nach Braun ist hier auch F. longaeva zu nennen.

[8]) Nach Braun: A. vivipara, sobolifera, Jaquiniana, bulbifera.

[9]) Braun, pag. 179. B. gemmipara.

[10]) Peter-Petershausen in: Untersuchungen über den Bau und die Entwickelungsgeschichte der Brutknospen. Auch Eichler l. c. pag. 173.

[11]) S. cernua, bulbifera.

und Eichler haben den anatomischen Wert der die Blüten ersetzenden Bulbillen erforscht. Die in Rede stehenden Pflanzen sind jedoch und namentlich auch in physiologischer Hinsicht von höchstem Interesse, da bei ihnen die im Pflanzenreich als Norm geltende sexuelle Fortpflanzung dauernd zum Teil oder ganz durch ungeschlechtliche Propagation verdrängt wird. Auf die hochwichtige Bedeutung dieser seit langem wohlbekannten Erscheinung unter neuen Gesichtspunkten aufmerksam gemacht und sie begrifflich scharf fixiert zu haben, ist das Verdienst de Barys [1]). Veranlassung hierzu ward ihm das dem Verhalten der oben genannten viviparen Pflanzen analoge dreier Farne (Pteris cretica, Aspidium filix mas cristatum und A. falcatum), deren Prothallien die sogenannte Farlow'sche Sprossung zeigen. Es besteht diese Erscheinung nach de Barys gründlichen Untersuchungen darin, dafs die Prothallien dieser Farne wohl Antheridien, aber keine (Aspid. filix mas. cristatum) oder nur wenige und obendrein nicht zur Befruchtungsfähigkeit gelangende Archegonien hervorbringen. In der Nähe der herzförmigen Einbuchtung, an den Stellen der Unterseite, wo sonst aus dem befruchteten Archegonium die sexuell erzeugte Pflanze hervorgeht, bildet sich ein vegetativer Sprofs, der später zur sporenbildenden Pflanze auswächst. Auch in dem ziemlich häufig vorkommenden Falle des Fehlschlagens der Sprofsanlagen, die überdies nach dem Ort ihrer Entstehung und in ihrer Ausbildung mannigfache Abweichungen zeigten, trat weder Embryobildung noch eine Vermehrung der Archegonien ein. Den naheliegenden Gedanken, einen kausalen Zusammenhang zwischen Sprofsbildung und Verminderung der Zahl

[1]) de Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Zeitung 1878 No. 29—31.

der Archegonien, resp. dem Ausfall der Embryobildung anzunehmen, weist er auf Grund der geschilderten Thatsachen zurück. Auf eine Erklärung des abweichenden Verhaltens dieser drei Pflanzen, das er als ein in der Zeit unter Aufgabe des normalen Entwickelungsganges erworbenes hinstellt, als zur Zeit unmöglich verzichtend weist er darauf hin, dafs die Erscheinung nicht ein vereinzelt stehender Fall, sondern auch in anderen Gruppen des Pflanzenreiches zu finden sei. Er fafst sie unter dem Begriff des Zeugungsverlustes oder der Apogamie zusammen und versteht darunter die Erscheinung, „dass einer Spezies oder Varietät die sexuelle Zeugung verloren geht und diese durch einen anderen (ungeschlechtlichen) Reproduktionsprozess ersetzt wird.“ Im besonderen bezeichnet er mit Apogenie den Verlust von beiderlei Geschlechtsorganen, mit Apogynie den Verlust der weiblichen und mit Apandrie den der männlichen. Als hierher gehöriger Vorkommnisse gedenkt er der regulären Embryobildung aus unbefruchteten Eiern (Parthenogenesis) bei Chara crinita, zweier Bulbillen bildenden Moose Barbula papillosa und Ulota phyllantha, der hochinteressanten von Strassburger[1]) nachgewiesenen Adventivembryonenbildung im Scheitel des Knospenkerns von Funkia ovata, Allium fragrans, Caelebogyne, Citrus und Evonymus und der von Braun mit dem Namen der Viviparie belegten Vorkommnisse.

Im Anschlufs an diese hebt er hervor, „dass die Geschlechtsverhältnisse derselben einer genaueren Untersuchung bedürfen und auch die kausalen Beziehungen zwischen der reichlichen Sprofsbildung und dem Fehlschlagen der Samen zu studieren seien.“ Hieran knüpft

[1]) E. Strassburger, Über Polyembryonie in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1878 pag. 647 ff.

er Betrachtungen über die Bedeutung der Apogamie für die Entwickelung und den Fortbestand der von ihr betroffenen Spezies. In dem Verluste der geschlechtlichen Zeugung und der ihr dienenden Organe findet er einen Rückschritt zunächst in morphologischer Beziehung, „da den apogamen Individuen hochausgebildete Glieder verloren gegangen sind, entweder ohne Ersatz, wie bei der parthenogenetischen Chara crinita oder mit Ersatz durch Sprossung, welche im Grunde nirgends etwas anderes ist, als die beim Aufbau des Stockes ohnehin überall auftretenden Verzweigungen.“ Ob mit dem Geschlechtsverlust ein physiologischer Nachteil verbunden sei, ob, wie nahe liege, die apogamen Spezies in ihrer Existenz und Weiterbildung, soweit diese von der Reproduktion abhängig ist, bedroht, ob sie „aussterbende“ seien, mag er nicht entscheiden, da dieser Annahme, mit wie gutem Rechte man auch die sexuelle Zeugung und die durch sie ermöglichte Kreuzung als vorteilhaft ansehe, die aufserordentliche Produktivität an entwickelungsfähiger, ungeschlechtlich erzeugter Nachkommenschaft als schwerwiegender Gegengrund gegenüber stehe.

Von höchster Bedeutung für die von de Bary[1]) aufgeworfene Apogamiefrage ist die von ihm auf seinem eigensten Gebiete, dem der Pilzforschung, gemachte wichtige Entdeckung, dafs bei einer Abteilung der Phycomyceten, den Saprolegnieen[2]), ferner wahr-

[1]) de Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze IV. Reihe. Ferner Erwiderung, Bot. Zeitg. 1883. No. 3 u. 4. Vergleiche hierüber auch Goebel, Grundzüge der Systematik etc. pag. 10—11, 108, 112.

[2]) Auf den von Pringsheim in: Nachträgliche Bemerkungen zu dem Befruchtungsakt von Achlya, in Pringsheim Jahrbuch XIV. pag. 129 hiergegen erhobenen Widerspruch sei an dieser Stelle hingewiesen.

scheinlich bei allen Ascomyceten und Basidiomyceten Geschlechtsverlust und damit verbundene Rückbildung der Sexualorgane eine Thatsache ist. Es giebt kaum im ganzen Pflanzenreich ein instruktiveres Beispiel „für die Lehre von der Apogamie und die Entstehung derselben“ als das klassische, das die Saprolegnieen darbieten, da in der That „für einen ganzen Kreis von Geschöpfen der Funktionsverlust der männlichen Sexualorgane noch bei normaler Erhaltung ihrer morphologischen Ausbildung empirisch nachgewiesen“ ist. Bei gewissen Saprolegnieen-Spezies entwickeln sich, wie bei den nahe verwandten Peronosporeen, in durchaus normaler Weise Oogonien und Antheridien; letztere treiben hier wie dort Befruchtungsschläuche aus, die sich fest an die Oogonienwand anlegen; ein Übertritt des Gonoplasmas durch eine Öffnung war jedoch nicht zu beobachten. In anderen Fällen war zu sehen, dafs die noch angelegten Befruchtungsschläuche des festangewachsenen Antheridiums die Eier nicht erreichten, während in noch anderen jene überhaupt nicht zur Anlage kamen. Die von der Rückbildung am stärksten betroffenen Individuen entbehrten der Nebenäste und Antheridien fast oder ganz vollständig; trotzdem erfuhren die Oogonien und Oosporen ihre vollständige Ausbildung. Allgemeiner verbreitet ist die Funktionsunfähigkeit der Form nach regulär beschaffener geschlechtlicher Organe bei den Ascomyceten. Nach dem jetzigen Stand der Forschung mufs, da bisher trotz sorgfältigster Beobachtung ein Übergehen des befruchtenden Stoffes von dem Antheridium in das Archikarpium (Ascogon) noch in keinem Falle hat konstatiert werden können, angenommen werden, dafs die Geschlechtsorgane, die mit wenigen sogleich zu nennenden Ausnahmen der Form nach vorhanden sind, funktionsunfähig geworden

sind. Die Richtigkeit dieser Anschauung wird um so wahrscheinlicher, als eingehende Forschung auch in dieser Abteilung zu dem Resultat führte, dafs die Geschlechtsprodukte, die Asci, sich in einigen Fällen bilden, in denen sexuelle Organe (Archikarp und Antheridium), nicht nachzuweisen sind. Es entsprossen bei Pleospora herbarum, Peziza Fuckeliana, tuberosa etc. die Asci im Innern der Perithecien Hyphen, die von den umgrenzenden sterilen nicht unterschieden sind. Einen noch weiter gehenden Grad der Rückbildung findet man bei den Basidiomyceten; bei ihnen ist ein einem sexuellen Akte seine Entstehung verdankender Fruchtkörper überhaupt nicht nachweisbar.

Die von de Bary in seiner Abhandlung: Über apogame Farne etc. ausgesprochene Vermutung, dafs weitere Untersuchung den bis jetzt bekannten drei apogamen Farnen neue hinzufügen werde, hat sich bereits erfüllt. Sadebeck [1]) fand „auch bei den Prothallien von Todea afrikana eine im wesentlichen gleiche ungeschlechtliche Sprossung.“ Eine weitere wichtige Förderung erfuhr die Frage der Apogamie durch Goebel [2]). Es ist zunächst seiner Beobachtung an Isoetes lacustris und I. echinospora zu gedenken, an welchen Pflanzen er nicht nur den Verlust der Zeugungsorgane, sondern den der gesamten geschlechtlichen Generation zu konstatieren vermochte. „Bei zahlreichen Exemplaren eines bestimmten Standortes (des Longemer-Sees in den Vogesen) ist die Sporangienbildung ersetzt durch Sprofsbildung. An der Stelle nämlich, wo sonst ein Sporangium sich befindet,

[1]) Sadebeck, Die Gefässkryptogamen, pag. 233 im: „Handbuch der Botanik“ von A. Schenk Bd. I.

[2]) Goebel, Über Sprofsbildung auf Isoetesblättern. Bot. Ztg. 1879 pag. 1 ff. Derselbe, Erwiderung, Bot. Ztg. 1880. pag. 416.

bildet sich hier ein Sprofs, der sich dann später von der Mutterpflanze ablöst und zu einer neuen Isoetespflanze heranwächst; bei diesen Pflanzen ist also die geschlechtliche Generation (Makro- und Mikrosporen) ganz verloren gegangen.“[1]) Aufser diesen vollständig apogamen Individuen konnte Goebel wiederholt auch solche beobachten, welche die Apogamie in „allen Abstufungen“ zeigten. Er fand „Exemplare, bei welchen einzelne Blätter Sporangien, andere Sprosse trugen“:[2]) später wurden aber von ihm auch solche gefunden, „welche Blätter trugen, die ein kleines Sporangium und unterhalb desselben einen Sprofs besafsen“[3]). Dafs es sich nicht um eine vereinzelte Mifsbildung handele, ergab sich daraus, dafs unter den untersuchten Exemplaren Büsche sich befanden, die ausschliefslich auf die erwähnte Weise entstanden waren und auf deren Blättern sich bereits wieder Anlagen zu Sprossen an Stelle der Sporangien bildeten; die hierdurch nahe gelegte Vermutung, dafs die Sprossung bei den in Rede stehenden Pflanzen erblich geworden sei, hat sich in der Folge bestätigt. Die Angabe Goebels[4]): „Es sind, wie es scheint, die apogamen Individuen solche, die in bedeutender Tiefe wachsen“, ist darum von hohem Interesse, weil sie geeignet ist, einen erhellenden Strahl auf „das noch recht dunkle Gebiet“ der hier vorliegenden ursächlichen Zusammenhänge zu werfen. Nach Goebel[5]) ist ferner auch eine andere Lycopodine, das häufig Brutknospen (welche den oben erwähnten Isoetessprossen offenbar analog sind) bildende Lycopodium Selago, der

---

[1]) u. [2]) Goebel, Grundzüge der System. etc. pag. 329 ff.

[3]) Derselbe, Briefliche Mitteilung vom 6. 1. 1887.

[4]) Goebel, Grundzüge der System. pag. 330.

[5]) Briefliche Mitteilung.

Apogamie im hohen Grade verdächtig.[1]) Weiteren fördernden Anteil an der Sache der Apogamie nahm der genannte Forscher[2]) noch dadurch, dafs er als Erster der von de Bary gestellten, oben angeführten Forderung, die Geschlechtsverhältnisse der viviparen phanerogamen Pflanzen einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen, an Poa alpina nachgekommen ist. Er kam zu dem Resultat: „Dafs eine Korrelation stattfinde zwischen dem „Auswachsen“ und 1) der Verminderung der Zahl (1—2 statt 4—10) und 2) der Funktionsunfähigkeit der Blüten, falls die letztere sich allgemein bestätigen sollte.“ Welcher Vorgang, ob die vegetative Sprofsbildung oder das Verkümmern der Blüten der primäre sei, läfst er unentschieden; jedoch stellt er fest, dafs Poa alpina zu den apogamen Pflanzen zu zählen sei.

Schon vor der Veröffentlichung der Goebelschen Beobachtungen an Poa alpina war ich mit der Untersuchung der verwandten, in hiesiger Umgebung in reichlicher Menge wachsenden Poa bulbosa in gleicher Richtung beschäftigt. Um allgemeinere Gesichtspunkte für die Beurteilung zu gewinnen, zog ich nach und nach auch andere Pflanzen, deren Verhalten es nahe legte, dafs sie apogam seien, in den Kreis der Betrachtung. Es sind Polygonum viviparum, Atherurus ternatus, Ficaria ranunculoides und Poa alpina, welch' letztere mir um des direkten Vergleiches mit Poa bulbosa willen besonders wichtig war.

I. Poa bulbosa L. und Poa alpina L.

Den viviparen Poen hat sich wiederholt und zumal

[1]) Bei L. inundatum hingegen gelang es ihm, Prothallien und Keimpflanzen nachzuweisen. Briefl. Mitt. u. Bot. Ztg. 1887 No. 11 u. 12.

[2]) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880. No. 49.

in neuester Zeit die Aufmerksamkeit der Botaniker zugewendet. In kurzen Bemerkungen erwähnen die meisten Floristen die eigentümliche Erscheinung, die die lebendig gebärenden Gräser zeigen. Schon bei ihnen macht sich eine Verschiedenheit in der Deutung des morphologischen Befundes bemerklich; die einen[1]) sprechen von einem Auswachsen „des Ährchens", die anderen[2]) von einer Durchwachsung der Blüte. Braun[3]) schliefst sich der ersteren Ansicht an; er gedenkt beider Pflanzen bei Besprechung des letzten Falles der Viviparie, in welchem „der Blütenstand selbst oder dessen oberer Teil in einen selbständigen Sprofs übergeht." v. Mohl[4]) umschreibt die Erscheinung bei Poa alpina folgendermafsen: „Die Achse des Blütenährchens ist . . . . . mehr oder weniger verdickt, saftig, zeigt nach oben ein unbegrenztes Wachstum, ... kurz, sie hat die Eigenschaften einer Vegetationsachse angenommen und gleicht mit ihren Blättern vollständig einem Halm." Auf die Deutung der Entscheinung geht er nicht näher ein.

Durch die neuesten Untersuchungen, die Frank, Goebel und Eichler der Pflanze gewidmet, ist eine endgiltige Entscheidung der Frage nach dem morphologischen Werte der Bulbille ebensowenig gewonnen. Nach Goebel[5]), der nur Poa alpina bespricht, hat die in Frage kommende Erscheinung mit den sonst als „Verlaubung und Durchwachsung" bekannten Mifsbildungen nichts zu thun.

---

[1]) Garcke, Flora von Nord- und Mitteldeutschland.

[2]) Koch, Taschenbuch der Deutschen und Schweizer Flora.

[3]) l. c. pag. 181.

[4]) v. Mohl, Über die Bedeutung der unteren Blumenspelze der Gräser. Bot. Ztg. 1845, pag. 33 etc.

[5]) Goebel, Beitr. zur Morph. und Phys. des Blattes. Bot. Ztg. 1880 pag. 882.

Nach ihm kehrt der bei normaler Entwickelung nach Anlegung von 4—10 Blüten verkümmerte Vegetationspunkt, nachdem er eine Anzahl von Hochblättern (die 2 glumae und die paleae inferiores von 2 Seitenblüten) hervorgebracht hat, zur Laubblattbildung zurück. Das erste Laubblatt steht ordnungsgemäfs der palea inferior der letzten Blüte gegenüber. Frank [1]) entscheidet sich bei Poa bulbosa für Durchwachsung des Blütenstandes; die Proles der alpinen Poa deutet er als vergrünte Blüte. Zu dieser Auffassung bestimmte ihn das Vorkommen fadenförmiger Blütenrudimente oberhalb der Bulbille, die er auch abbildet. Gegen Goebel hält Eichler [2]) die Auffassung des Verhaltens als Diaphysis aufrecht; Frank gegenüber macht er geltend, dafs es sich auch wohl bei Poa alpina um Durchwachsung des Blütenstandes handele; die von Frank beobachteten Fäden hält er für Wurzelgebilde und die Bulbille für das wirkliche Schlufsgebilde der Achse. Wird schon durch die im Vorausgehenden zur Darlegung gekommene Verschiedenheit der Auffassung der bei den viviparen Poen sich findenden morphologischen Verhältnisse ein erneutes Eingehen auf dieselben gerechtfertigt, so macht sich dasselbe aber auch und vor allem deshalb nötig, weil nur dadurch zugleich die Grundlagen für die Beantwortung der für vorstehende Pflanzen wichtigen Frage, ob und inwieweit bei ihnen von Apogamie die Rede sein könne, gewonnen werden.

Poa bulbosa L.

zeigt an Stelle der 8—11 Blüten enthaltenden Ährchen normaler Individuen in sehr verschiedenem Grade umgebildete. In dem Falle der am weitesten gehenden

[1]) Frank, l. c. pag. 279 und pag. 284 und 285.

[2]) Eichler, l. c. pag. 174 und 175.

Umbildung folgen auf die 2, selbst hier unverändert gebliebenen Hüllspelzen (glumae) nach einem den Charakter der Deckspelze (palea inferior) deutlich zeigenden Hochblatte ein zweites bereits im Übergang zur Laubblattbildung begriffenes. Hieran schliefst sich, von der Scheide des vorangehenden Blattes zum Teil umfafst, die eigentliche Bulbille. Sie besteht aus 2—3, in ihrem basalen Teil stark verdickten Blättern, die den verkürzt bleibenden, mit jüngeren Blattanlagen versehenen Vegetationskegel umschliefsen. Die gesamten Blattgebilde zeigen die gesetzmäfsige zweizeilige Anordnung. Bei der Reife vertrocknen die Laminae der Laubblätter, so dafs nur die verdickten Blattscheiden, die alsdann eine dunkelviolette, von einem in den oberflächlichen Zellen enthaltenen Farbstoff (Anthocyan) herrührende Färbung zeigen, die eigentliche Bulbille bilden. Das grofszellige Parenchym derselben besitzt stark verdickte Zellwände, die eine feine Schichtung zeigen und von Kanälen, welche mit einander korrespondieren, durchsetzt werden. Sie haben auf Längs- und Querschnitten meistens die Gestalt unregelmäfsiger Sechsecke. Bei ihrer beträchtlichen Gröfse verbleibt trotz der starken Verdickung der Wände noch ein grofser Innenraum, der mit Reservenahrungsstoffen, besonders Stärke, reichlich gefüllt ist. In der Achsel der die eigentliche Knospe bildenden Blätter — zuweilen auch in der der unmittelbar vorausgehenden, laubblattartig ausgewachsenen, aber nicht verdickten palea inferior — finden sich vegetative Axillarknospen, deren erstes Blatt immer der Hauptachse zugekehrt ist. Sie werden in akropetaler Reihenfolge angelegt, so dafs die in der Achsel des unteren Blattes stehende die in der Entwickelung am weitesten vorgeschrittene ist. Ihre Zahl beträgt 4—5. Nicht selten sind in den Blattwinkeln dieser Knospen

bereits wieder Axillarsprosse angelegt und zwar schon zu einer Zeit, in welcher die Bulbille noch mit der Mutterpflanze in Verbindung steht. Auf Querschnitten stehen sie nicht einander genau diametral gegenüber, weichen vielmehr alle infolge des dorsiventralen Baues der Inflorescenzachse nach einer Seite ab. In dem durch die verkürzt bleibenden Internodien gebildeten Knospengrund entstehen in unregelmäfsiger Reihenfolge in der Nähe der netzförmig verzweigten Gefäfsbündel endogen angelegte Adventivwurzeln, die der Zahl nach variieren und zum Teil die Blattbasen schon durchbrochen haben, wenn die Knospe noch mit der sie erzeugenden Pflanze im Zusammenhang steht. Auch in den Blattachseln der ältesten Axillarsprosse ist eine Wurzelanlage zuweilen zu finden. — Die die Infloreszenzachsen abschliefsenden Bildungen erscheinen sonach als zur Fortpflanzung wohlausgerüstete Brutknospen, welche, unter günstige Verhältnisse gebracht, mit grofser Leichtigkeit Wurzel schlagen und bald üppig wuchernde Pflanzenstöcke darstellen. In nur seltenen Fällen erfolgt eine Loslösung der einzelnen Bulbillen; viel öfter und in der Regel kommen sie dadurch mit dem feuchten Erdboden in Berührung, dafs der vertrocknende Halm durch den Wind niedergebogen wird.

Von dieser am stärksten umgebildeten Form der Ährchen unterscheiden sich andere auswachsende spiculae nur dadurch, dafs der Bulbille eine gröfsere Zahl von vollständig unveränderten paleae inferiores vorangeht. Nur die der Brutknospe unmittelbar vorausgehende zeigt nicht selten Neigung, laubblattartig zu werden; doch bewahrt auch sie zuweilen ihren Hochblattcharakter durchaus. Obschon in den bei weitem meisten Fällen die Zahl derselben 3—4 beträgt, findet man doch auch bis 7. Die Bulbillen zeigen auch in solchen Ährchen die oben ge-

schilderte Beschaffenheit; nur sind sie zuweilen, jedoch nicht immer, beim Vorhandensein einer gröfseren Anzahl von Deckspelzen weniger kräftig entwickelt.

Nie zeigt sich in den Achseln der paleae inferiores der bisher geschilderten Ährchenformen auch nur eine Andeutung der in normalen Ährchen vorhandenen Achselprodukte, der Vorspelze (palea superior) und Blüte. Auch wenn man die Entwickelung solcher Ährchen verfolgt, erkennt man, dafs zu keiner Zeit auch nur der Versuch zur Anlage von Blüten gemacht wird; das Wachstum ist in ihnen von Anfang ein rein vegetatives. Die Vergleichung früher Entwickelungsstadien normaler Ährchen mit den entsprechenden Entwickelungszuständen umgebildeter ergiebt dies auf den ersten Blick.

Neben diesen rein vegetativen Ährchenbildungen finden sich in annähernd gleicher Zahl auch solche, in denen der Bulbille Blüten vorausgehen. Bevor wir auf den Grad der Ausbildung dieser eingehen, wird es notwendig, zunächst auf die Mannigfaltigkeit hinzuweisen, die die in Rede stehenden spiculae hinsichtlich der Zahl und Stellung der Blüten zeigen. Was die erstere anlangt, so findet in den häufigsten Fällen eine Verminderung derselben auf 1—3 statt, doch begegnet man auch nicht allzu selten ausgewachsenen Ährchen mit 4, 5, 6, ja selbst 7 Blüten. Mit der Vermehrung der Blüten geht oft eine schwächere Ausbildung der Knospe Hand in Hand, doch ist dies nicht eine ausnahmslose Regel, da oft genug, trotz des Vorhandenseins von 4—7 Blüten, dieselbe zu kräftiger Entwickelung gelangt. Hinsichtlich der Stellung und Aufeinanderfolge der Blüten ist zunächst darauf hinzuweisen, dafs es zwar die auf die glumae zunächst folgenden Deckspelzen am häufigsten sind, welche Achselprodukte aufweisen; zuweilen sind jedoch diese

unfruchtbar, während sie in solchen, die der Bulbille näher stehen, zur Ausbildung gekommen sind. Es folgen in solchen Ährchen auf die Hüllspelzen zunächst 1—4 sterile paleae inferiores und auf diese 2—3 blütentragende. Der Übergang zur Brutknospe wird fast immer durch eine mehr oder weniger laubblattartige Deckspelze ohne Blütensprofs gebildet. Es steht diese Beobachtung mit der Bemerkung Eichlers, „dafs alle oder die oberen kein . . . Achselprodukt besitzen," im Widerspruch. Hiernach kann es auch nicht auffallen, dafs zwischen blütenerzeugenden pal. inf. zuweilen solche ohne Blüten eingeschaltet sind. In den Fällen, in welchen die Zahl der Blüten bis 7 steigt, sind alle paleae fruchtbar; es schliefst hier gleichsam ein normales Ährchen mit der Bulbille ab.

Ein neues Moment, durch welches die Vielgestaltigkeit der Ährchen vermehrt wird, ist die Neigung der Ährchenachse, sich in abnormer Weise zu verlängern. Bei geringerem Betrag der Verlängerung wird durch dieselbe ein unbedeutendes Auseinanderrücken der paleae bewirkt. Da die verlängerte Achse häufig Krümmungen macht, so unterscheidet sich oft ein solches Ährchen äufserlich nicht von denen, bei welchen die Achse verkürzt bleibt; beim Ausbleiben solcher Krümmungen wird aber ein mehr oder weniger gelockertes Aussehen der Ährchen bedingt. In vereinzelten Fällen wird jedoch die Neigung zur Verlängerung der Achse so stark, dafs diese letztere wohl das Acht- bis Zehnfache der Länge eines normalen Ährchens erreicht. Man findet am Grunde solcher doppelt „ausgewachsener" Ährchen, deren eines auch Frank als eine der vielen vorkommenden Formen abbildet und beschreibt[1]), 4—5 aus der Hochblattform in die des Laub-

[1]) l. c. pag. 278 Fig. 48 C.

blattes übergehende paleae, in deren Achseln sich nie Blüten bilden. Die aus ihnen frei hervorgehende Achse trägt in einer Entfernung von ungefähr 1 cm ein dem letzten Blatt ordnungsgemäfs gegenüberstehendes Laubblatt, an dessen Anheftungsstelle sich Knotenbildung bemerkbar macht, und beginnt sodann, sich reichlich zu verzweigen. Diese entstandenen sekundären Achsen endigen mit wenig kräftig entwickelten Ährchen, die die oben geschilderte mannigfache Gestaltung zeigen. Auffällig häufig bildet den Schlufs des aus dem Grunde des primären Ahrchens hervorgesprofsten Halmes ein Ährchen mit nur einer Blüte. Zuweilen findet die geschilderte Verzweigung auch ohne beträchtliche Verlängerung der Achse statt; es ragen alsdann die sekundär gebildeten Bulbillen aus den sie zum Teil umhüllenden, am Grunde befindlichen paleae unmittelbar hervor und bedingen ein eigentümlich monströses Aussehen des Ährchens.

Sehr häufig endigen Ährchen nicht mit einer Bulbille; sie machen alsdann bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck durchaus normaler Bildungen; doch auch in ihnen findet man bei genauerem Zusehen mancherlei Unregelmäfsigkeiten. Auch in ihnen kommen häufig unfruchtbare paleae inf. vor, die jedoch nie blattlaubartig umgebildet waren. Auffällig ist es, dafs es hier am häufigsten gerade die unteren Deckspelzen sind, welche steril bleiben; auch bei ihnen verlängert sich die Achse zuweilen mehr oder weniger stark, dabei sich vielfach windend und biegend; doch war eine Verzweigung der Achse, wie sie eben beschrieben wurde, hier nie zu beobachten. Ich werde diese nicht auswachsenden Ährchen, um in Zukunft mich auf sie in möglichster Kürze beziehen zu können, scheinbar normale nennen, im Gegen-

satz zu den wirklich normalen, die eben auch zu beobachten sind.

Wie in der Beschaffenheit des einzelnen Ährchens eine grofse Verschiedenheit sich bemerkbar macht, so ist auch die Gestaltung der Gesamtinflorescenz der einzelnen Individuen eine sehr verschiedene. Man kann, indem man von weniger wichtigen Unterschieden absieht, aus der aller Beschreibung spottenden Mannigfaltigkeit der Zusammensetzung der Rispe der verschiedenen Individuen folgende Vorkommnisse als besonders charakteristisch hervorheben:

I. Es sind alle Ährchen der Inflorescenz in kräftige Bulbillen umgewandelt; die Zahl der paleae inf. ist stark reduziert. Am gesamten Individuum ist nicht eine Blüte zur Anlage gekommen. Man findet solche, gleichsam das Ideal, nach welchem die Pflanze abzuändern trachtet, darstellende Exemplare auf ausgeprägt trockenem Boden.

II. Die meisten Ährchen sind vivipar; in den Achseln der zahlreicher vorhandenen paleae treten (bis 7) Blüten auf; der übrig bleibende kleinere Teil der Ährchen ist ohne Bulbille, scheinbar oder auch wirklich normal. In der Mehrzahl der Fälle sind es die unteren Rispenäste, die diese nicht proliferierenden spiculae tragen; doch finden sie sich auch zwischen auswachsenden in allen Regionen der Inflorescenz. Besonderer Hervorhebung bedarf der Umstand, dafs zwar viele Individuen dieser Gruppe Ährchen in allen oben geschilderten Graden der Umbildung zeigen, dafs jedoch auch viele derselben ein bestimmter Grad beherrscht und zwar so, dafs entweder fast alle Ährchen nur wenige (1 oder 2) oder aber alle eine gröfsere Zahl (4, 5, oder selbst 6) Blüten zeigen. Es spricht sich hierin eine fast den Charakter der

[1]) l. c. pag. 278. Fig. 48 C.

Gesetzmäfsigkeit tragende Regel aus, für welche auch, wie bei einem Gesamtüberblick leicht ersichtlich, die anderen Gruppen als Belege aufgefafst werden können, und welche ebensowohl als Einteilungsgrund für die verschiedenen Modifizierungsgrade der einzelnen Individuen hätte verwendet werden können. Als in diese Gruppe gehörig sind noch die Individuen zu nennen, bei welchen eine Anzahl (oft bis 30) Ährchen in Halme auswächst. Es sind solche durch ihren eigenartigen Habitus besonders augenfällige Pflanzen bei der hiesigen Poa nicht allzu selten anzutreffen; doch treten sie nicht in allen Jahrgängen gleich häufig auf. Ich traf solche den Charakter des Monströsen im besonderen Grade tragende Exemplare in trockenen Sommern bei weitem seltener, als in feuchten. Die Individuen dieser Gruppe kommen, innerhalb des gegebenen Rahmens aufs mannigfaltigste variierend, am häufigsten vor.

III. Die „auswachsenden" Ährchen bilden die Minderzahl; ihre Zahl reduziert sich nicht selten auf 3, 2 oder gar nur eines; die übrigen sind teils scheinbar, teils wirklich normal. Sie sind seltener anzutreffen.

IV. Am gesamten Individuum ist nicht eine Bulbille zur Ausbildung gekommen, dennoch hat in den meisten Ährchen eine teilweise Unterdrückung der Blüten stattgefunden. Das Vorkommen dieser besonderer Aufmerksamkeit werten Individuen ist ebenfalls ein nicht häufiges.

V. Ob durchaus normale Pflanzen im Freien vorkommen, ist mir zweifelhaft; es hat den Anschein, als ob es nicht der Fall sei.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit den zur Anlage kommenden Blüten zu, so ist zu bemerken, dafs beim Verfolg der Entwickelung der Blüten der viviparen

Formen sich eine Abweichung von den entsprechenden Entwickelungszuständen der Blüten normaler Pflanzen, wie sie später durch Kultur gewonnen wurden, im Anfange nicht erkennen läfst. Im besonderen zeigen die sexuellen Organe, die Staubgefäfse und die Samenknospe, anfangs ein durchaus normales Verhalten. Es kommen die Carpelle mit den federigen Narben, die hemitrope Samenknospe und in ihr der Embryosack zur gesetzmäfsigen Ausbildung. Ohne Zweifel gehen auch die von Strassburger für die Mehrzahl der Pflanzen als übereinstimmend geschilderten Teilungsprozesse des Embryosackkerns in normaler Weise vor sich. Gelang es mir auch nicht, die Teilungsstadien selbst zu verfolgen, so sah ich doch auf medianen Schnitten durch die Samenknospe oft genug ihre Produkte, die Eizelle mit den Synergiden und den drei Antipodenzellen. Der Medianschnitt einer Samenknospe der untersten, bereits erschlossen gewesenen Blüte eines Ährchens, dessen zwei andere Blüten die Staubgefäfse noch enthielten, zeigte kurz nach dem Moment der Bestäubung das Ei an der Spitze und die 3 Antipodenzellen im Grunde; die Synergiden waren nicht wahrzunehmen. Ich mag nicht entscheiden, ob sie bereits resorbiert oder durch den Schnitt beseitigt waren. Dafs sie zur Anlage kommen, ersah ich jedoch aus anderen Schnitten; sie sind an der zugespitzten, birnenförmigen Gestalt leicht zu erkennen, selbst für den Fall, dafs sie aus ihrer ursprünglichen Lage, was häufig geschieht, gerissen sind. Auch die Pollenbildung der Antheren geht im Anfang in normaler Weise vor sich; die Mehrzahl der zur Entwickelung kommenden Pollenkörner unterscheidet sich, soweit die mikroskopische Betrachtung reicht, in nichts von dem Pollen der von mir gezogenen fruktifizierenden Pflanzen; nur findet man vereinzelt mehr

oder weniger stark kollabierte Körner, deren plasmatischer Inhalt den Innenraum des Kernes nicht vollständig erfüllt; zuweilen, doch entschieden in verschwindend geringer Zahl, bemerkt man wohl auch solche, die inhaltslos sind. Was hier von der Entwickelung der weiblichen wie männlichen Geschlechtsorgane gesagt wurde, gilt nicht etwa nur von der untersten Blüte, sondern gleichmäfsig auch von den der Bulbille näheren. Selbst wenn bis zu 7 Blüten in einem auswachsenden Ährchen angelegt werden, sieht man nicht, dafs die oberen auf früherer Entwickelungsstufe stehen blieben. Es kann also von einem Verkümmern der Geschlechtsorgane im rein morphologischen Sinne, wenn man von der äusserst geringen Zahl krankhafter Pollenkörner absieht, nicht wohl die Rede sein. Ich hebe dies im Gegensatz zu Eichler hervor, der auch von Poa bulbosa behauptet, „dass alle oder die oberen (Spelzen) kein oder nur ein kümmerliches Achselprodukt (Vorspelze mit Blüte) tragen.“ Von dem Zeitpunkte an in welchem die sexuellen Organe zur nahezu vollen Geschlechtsreife gekommen sind, beobachtet man nun ein verschiedenes Verhalten. Die Mehrzahl der Blüten läfst die Antheren und die Narben der Pistille austreten; eine kleine Zahl öffnet jedoch die Spelzen nicht. Man findet im Juli, anfangs August, zu welcher Zeit die Pflanze ihre Vegetationsperiode abgeschlossen, die Antheren entweder im uneröffneten Zustand mit vertrocknetem Pollen oder innerhalb der Spelzen entleert. In beiden Fällen ist immer auch die Samenknospe unbefruchtet und zusammengeschrumpft. Aber auch der gröfste Teil der sich öffnenden Blüten ist steril; es ist in ihnen, trotzdem die Narben überreich mit Pollen bedeckt sind, geraume Zeit nach der stattgehabten Ausstreuung das Ei ohne Cellulosemembran, wie man an dem Ausbleiben der

Bläuung bei Zusatz von frischbereitetem Chlorzinkjod zum Präparat erkennen kann; in ihm sieht man den ungeteilten Zellkern. Der Embryosack stellt sein Wachstum ein; es kommt nicht zur Endospermbildung. In dem Fruchtknoten älterer, unbefruchtet gebliebener Blüten sieht man die Samenknospe derart zusammengeschrumpft, dafs sie den Innenraum nicht mehr ausfüllen; sie sind inhaltleer, da die Sexualzellen zu Grunde gehen. Ob in dem vorliegenden Falle ein Pollenschlauch bis zum Ei vordringt oder nicht, konnte ich nicht entscheiden; wenigstens mag ich aus dem Umstand, dafs ich auf über 50 medianen Längsschnitten an Samenknospen, die einige Zeit nach dem Ausstäuben untersucht wurden, das Eindringen eines Schlauches nicht beobachten konnte, nicht den Schlufs ziehen, dafs es überhaupt nicht stattfinde. So wichtig die definitive Erledigung dieses Punktes für die Frage, ob die geschlechtliche Impotenz im Pollen oder im Ei zu suchen sei, sein würde, so dürften ihr jedoch fast unüberwindliche Schwierigkeiten gegenüberstehen aus Gründen, die sogleich aus dem Nachfolgenden sich von selbst ergeben werden.

Ein kleiner Teil der sich öffnenden Büten wird nämlich befruchtet, es kommt zu durchaus normaler Endosperm- und Embryoentwickelung. Zwar bleiben die befruchteten Samenknospen selbst wieder auf verschiedenen Stufen der Entwickelung stehen; nicht in allen kommt der Same zur vollständigen Reife; in einigen Fällen wurde zur Reifezeit beobachtet, dafs der Same noch weich, also nicht vollständig ausgereift war. Doch findet man auch Samen, deren äufseres Aussehen sich in nichts von dem normaler Pflanzen unterscheidet und in denen man den mit Wurzelanlage, plumula und wohlausgebildetem scutellum versehenen Embryo dem erhärteten und stärke-

mehlreichen Endosperm in der Mikropylengegend anliegen sieht. Es mag gleich hier bemerkt werden, dafs ich die Keimfähigkeit dieser Samen einer Prüfung nicht unterzogen habe; bei der Seltenheit des Vorkommens hat es Schwierigkeit, vollständig ausgereiften Samen im Freien wachsender Pflanzen zu erhalten; da ich jetzt Poa bulbosa im eigenen Garten kultiviere, hoffe ich, dafs es mir kommenden Sommer gelingen werde; es würde von hohem Interesse sein, festzustellen, ob durch Samen frei wachsender Pflanzen die Viviparie sich vererbt oder nicht.

Bei diesem Sachverhalt mufste es mir daran liegen zu untersuchen, ob die Samenbildung auf bestimmte Individuen beschränkt sei oder nicht. Es liefs sich erwarten, dafs die unter IV. beschriebenen Individuen, bei denen es nicht zur Bulbillenbildung kommt, am ersten und am ergiebigsten die Samenbildung zeigen würden. Der thatsächliche Befund entsprach dieser Erwartung nur teilweise; denn obschon an diesen in Rede stehenden Individuen verhältnismäfsig am öftesten Samen gefunden wurden, so zeigten sich doch auch Exemplare dieser Gruppe vollständig steril; nicht eine Blüte war befruchtet. Ferner waren bei den ersteren in den zur Beobachtung gelangten Fällen nie alle Ährchen fruchtbar und in der Regel in den samenbildenden nur wenige Blüten (1—2), so dafs der gröfsere Teil derselben nachträglich verkümmert war.

Das Zahlen-Verhältnis der fruchtbaren zu den sterilen ist ein sehr wechselndes; ich fand, um auf einige Beispiele einzugehen, ein Individuum der Gruppe IV mit nur einem Samen, der überdies zu einer Zeit, da die Rispe bereits vertrocknet war, noch nicht vollständig reif war; an einigen anderen Exemplaren derselben Gruppe

betrug dagegen die Zahl der Samen nach ungefährer Schätzung $^1/_6$ bis $^1/_4$ der Gesamtzahl aller vorhandenen Blüten; ein gleicher Grad der Fruchtbarkeit wurde häufig an Individuen der Gruppe III, wenn die Zahl der Bulbillen eine sehr geringe war, bemerkt. Wird hierdurch die Richtigkeit des naheliegenden Gedankens, einen direkten kausalen Zusammenhang zwischen dem Ausbleiben der Sprossung und dem Auftreten der Samenbildung anzunehmen, wenig wahrscheinlich gemacht, so bestätigte sich andrerseits auch die Vermutung nicht, dafs das Auftreten der Bulbillen den Wegfall der Samenerzeugung unbedingt nach sich ziehe. An reichlich sprossenden Exemplaren der Gruppe II fanden sich Samen nicht nur in nicht auswachsenden Ährchen, sondern auch in solchen, die an der Spitze eine kräftige Bulbille entwickelt hatten. Auch hier beschränkt sich die Samenbildung auf eine Blüte eines Ährchens; seltener bilden zwei Samen in einem sich aus. Es ist jedoch, was eben auch für die Individuen der Gruppen III und IV gilt, nicht immer die unterste Blüte die fruchtbare; wenn schon sie es am häufigsten ist, so können es doch auch höherstehende sein. Finden sich mehrere Samen in einem Ährchen so gehören sie ebenso nicht immer aufeinanderfolgenden Blüten an; zwischen fruchtbaren sind oft unfruchtbare eingeschoben. Die Gesamtzahl der Samen eines Individuums dieser Gruppe ist jedoch fast immer nur sehr klein, da ja die Zahl der Blüten an und für sich schon stark reduziert ist.

Da die geschilderten Erscheinungen während mehrerer Jahre an den Pflanzen desselben Standortes in demselben Umfange beobachtet werden konnten, so war mit Recht zu vermuten, dafs die Neigung zur Bulbillenbildung nicht spontan in vereinzelten Pflanzen, durch irgend welche

äufsere Verhältnisse veranlafst, auftrete, sondern eine erbliche Eigenschaft geworden sei. Um mich von der Vererbungsfähigkeit der Sprofsbildung zu überzeugen, pflanzte ich im Jahre 1878 wohlgereifte Knospen in Töpfe. Noch in demselben Sommer erhielt ich aus ihnen vollständig normale Pflanzen, an denen nicht eine Andeutung vegetativer Sprossung oder sonst welche Unregelmäfsigkeit in der Ausbildung zu bemerken war; nur betrug die Zahl der Blüten selten über 5; alle blühten auf, und alle ergaben Samen. Da die Knospen einer Pflanze entnommen waren, die im Jahre 1877 zu einer Zeit, wo die Rispen bereits angelegt waren, eben auch in Töpfe gepflanzt worden war, so führte ich diesen entschiedenen Rückschlag auf den Umstand zurück, dafs die Mutterpflanze schon unter abnormen Verhältnissen sich befunden habe, die im Tochtersprofs die Neigung zum Rückfall hervorgerufen haben konnte. Doch auch solche Bulbillen, die im Freien wachsenden Individuen entnommen wurden, ergaben normal gebildete und fruktifizierende Pflanzen. Hiernach mufste die Frage: Sind die erhaltenen Samen keimfähig, und welcher Art sind, wenn sie keimen, die erhaltenen Pflanzen? durch Kulturversuche zu beantworten gesucht werden. Es war nicht unwahrscheinlich, dafs die Enkelgeneration die im Freien, wie es schien, so konstant vererbte Neigung zur Sprofsbildung wieder zeigte. Der Ausgang des Versuches bestätigte die gehegte Erwartung nicht; es wurden wiederum nur normal fruktifizierende Individuen erhalten. Die fortgesetzten Kulturen ergaben immer wieder dasselbe Resultat. An acht aufeinanderfolgenden Generationen konnte ich nicht eine Andeutung des abnormen Verhaltens der frei wachsenden Individuen entdecken. Mit grofser Leichtigkeit gehen selbst die dem

Boden nur lose aufliegenden Samen auf; neben der mit einer Blütenrispe endigenden Hauptachse entwickeln sich sehr früh Seitensprosse, so dafs bald ein rasenartiger Pflanzenstock gebildet ist, der nur dadurch sich von den im Freien wachsenden Stöcken unterscheidet, dafs es nicht wie bei jenem zu Zwiebelbildung am Grunde des Stockes kommt. Obschon das Aussehen der Pflanzen infolge der Stubenkultur ein wenig gesundes ist und sie an Gröfse des Halmes den im Freien wachsenden Exemplaren entschieden nachstehen, so treiben sie doch das ganze Jahr hindurch neue Blütenrispen, während jene streng ihre Vegetationsperiode einhalten. Im Zusammenhang hiermit mag es stehen, dafs am Grunde dieser normalen Pflanzen es nicht zum bulbösen Zusammenschlufs der verdickten Blattbasen kommt, wie es in so ausgezeichneter Weise bei den sprossenden Individuen geschieht. Absichtlich wurden zahlreiche Samen auf eng begrenztem Raum ausgesät; es ergaben sich kümmerliche, kaum 4 cm hohe Zwergpflanzen, die insgesamt sehr früh zur Blütenbildung übergingen; die wenigen, oft nur 4—6 Ährchen der Inflorescenz enthielten dennoch fruchtbare Blüten. Auch absichtlich im hohen Grade feucht gehaltene Pflanzen zeigten dasselbe Verhalten. Durch diese Versuche ist somit konstatiert: dafs 1) bei Topfkultur durch die Bulbillen bisher (ich bin dabei diese Experimente zu wiederholen) die Eigenschaft zu sprossen nicht vererbt wurde und dafs 2) diese Fähigkeit auch den von normalen Pflanzen gewonnenen Samen unter gleichen Verhältnissen abgeht. Sollten in der freien Natur wirklich, wie ich je länger je mehr mich überzeugt halte, durchaus normale Individuen nicht vorkommen, so gewinnen diese Kulturversuche noch dadurch erhöhtes Interesse, dafs durch sie zum ersten Mal, seit vielleicht langer

Zeit, die normale Poa [bulbosa] erhalten worden ist. Da durch die zwiebelartigen Bildungen am Grunde der Achse, durch welche Poa bulb. perenniert, das abnorme Verhalten vererbt worden sein konnte, so machte es sich notwendig, auch diese auf ihre Vererbungsfähigkeit zu prüfen. Es wurden Pflanzenstöcke, die während des Sommers die Sprossung gezeigt hatten, am Ende der Vegetationsperiode in Töpfe gepflanzt. Durch eingehende Untersuchung hatte ich mich vorher davon überzeugt, dafs im Herbst die Rispe des nächsten Jahres noch nicht zur Anlage kommt. Alle zur Entwickelung kommenden Blütenrispen zeigten, wie die der meisten der im Freien wachsenden Individuen, die Bulbillenbildung. Im Gegensatz zu den normal fruktifizierenden waren sie vegetativ kräftig entwickelt, obgleich sie unter gleichen Bedingungen kultiviert wurden. Derselbe Stock brachte auch in der darauf folgenden Vegetationsperiode sprossende Inflorescenzen hervor, womit also erwiesen ist, dafs die grundständigen Bulbillen die Sprofsbildung vererben.

Nicht unwichtig schien ferner die Frage, ob derselbe Grad der Umbildung sich vererbe oder nicht. Die zum Versuch benutzten Individuen waren alle der Gruppe II entnommen, die zu einem genauen Vergleich wegen ihrer grofsen Variabilität weniger geeignet sind, als die der anderen Abteilungen. Nach den bisherigen Erfahrungen hat es den Anschein, als ob derselbe Grad der Umbildung sich streng vererbe; denn die neuen Pflanzen gleichen im allgemeinen den vorjährigen. Im besonderen ergaben überwinterte Exemplare der wohl charakterisierten Gruppe IV wiederum bulbillenlose Rispen, in denen auch nicht ein Same angesetzt wurde. Während in Töpfe gepflanzte Inflorescenzbulbillen der hiesigen Poa bulb. die Erscheinung der Viviparie nicht vererbten, beobachtete Hr.

Prof. Dr. Goebel an seiner im Gartenland kultivierten Poa bulbosa, wie er mir freundlich mitteilte, dafs von den von ihr abstammenden Inflorescenzbulbillen „alle daraufhin beobachteten sprossende Individuen ergaben.“ Derselbe Vorgang scheint auch bei der wild wachsenden Poa am hiesigen Platze regelmäfsig einzutreten, wie sich aus dem alleinigen Vorhandensein (resp. Vorherrschen) der viviparen Abart mit ziemlicher Gewifsheit schliefsen läfst. Der auffällige Umstand, dafs normale Individuen hier nicht (oder nur höchst selten!) anzutreffen sind, würde dann nicht, wie ich früher annahm, allein auf Rechnung der Thatsache zu setzen sein, dafs die meisten Inflorescenzbulbillen vor der völligen Reife der Sichel zum Opfer fallen, sondern sich mir daraus erklären, dafs sie unter abweichenden Bedingungen sich auch verschieden verhalten.

Poa alpina L.

Diese Pflanze zeigt bei aller Übereinstimmung im grofsen und ganzen doch auch mancherlei Abweichungen von dem im Vorhergehenden dargelegten Verhalten der Poa bulbosa. Zunächst gilt dies, wie Eichler auch schon hervorhebt, vom Bau der Bulbille; „es fehlt, wie an den erwachsenen Pflanzen, so auch in der Inflorescenzproles jener (bei Poa bulb. stattfindende, bulböse) Zusammenschluſs; die Blätter spreizen auseinander und haben Scheiden von gewöhnlicher Textur“; es kommt nicht zur Aufhäufung von Reservenahrungsstoffen. Im Zusammenhang hiermit steht eine kräftigere Entwickelung der Knospenblätter; die Lamina gelangt zu vollkommenerer Ausbildung, und deutlich ist sie durch die wohlausgebildete ligula vom Vaginateil des Blattes geschieden. Diese den Laubblattcharakter unverkennbar tragenden Blattorgane sterben

denn auch nicht ab; vielmehr löst in den meisten Fällen die ihr Wachstum durch eine Ruheperiode nicht unterbrechende Bulbille den Zusammenhang mit der Mutterpflanze dadurch, dass sie, nachdem der vertrocknete Halm durch die Last der zahlreichen jungen Pflänzchen zu Boden gebeugt ist, sich sofort bewurzelt. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dafs bei Poa alpina bei weitem seltener Axillarsprosse innerhalb der Bulbille zur Anlage kommen, als bei Poa bulbosa; viele Knospen produzieren nicht eine Achselknospe; selten ist die Zahl derselben gröfser als 3. Übereinstimmend mit Poa bulb. werden am Grunde der Bulbille adventive Wurzeln gebildet. Dagegen fand ich nie Ährchen, bei welchen es zur Unterdrückung aller Blütenbildung gekommen, die gesamte Teilinflorescenz also zur Knospe umgewandelt worden wäre. Hinsichtlich der Zahl und Ausbildung der zur Anlage kommenden Blüten kann ich nur Goebels Beobachtungen bestätigen. Man findet immer eine, jedoch nie mehr als 3 Blüten in einem ausgewachsenen Ährchen. Häufig hat es den Anschein, als ob in einem Ährchen nur die unterste Blüte angelegt sei und auf dieselbe unmittelbar die Bulbille folge; bei genauerem Zusehen erkennt man jedoch, dafs das scheinbar erste, resp. zweite Blatt derselben, die laubblattartig ausgewachsene palea inferior der zweiten, resp. dritten Blüte ist; Franks nicht zutreffende Bemerkung, „gewöhnlich war die sprossende Blüte die zweite, seltener die dritte", dürfte durch oberflächliche Untersuchung herbeigeführt worden sein. Zuweilen ist selbst die Hüllspelze der ersten Blüte ausgewachsen; eine derartige Neigung zeigten die blütentragenden paleae der Poa bulbosa nie. Die bei letzterer beobachtete Verlängerung der Achse findet sich auch bei der alpinen Form, doch wie es scheint, seltener; sekun-

däre Zweigbildung konnte ich nicht beobachten; doch mag sie immerhin vorkommen. In der Regel sind alle Ährchen eines sprossenden Individuums ausgewachsen, so dafs, da ja auch die spiculae selbst sehr gleichförmigen Bau zeigen, eine so grofse Mannigfaltigkeit in der Zusammensetzung der Rispe wie bei Poa bulbosa sich nicht ergiebt. Neben den sprossenden Individuen kommen ebenso häufig nicht proliferierende vor, die normal sind.

Nur an wenigen, unterhalb Weifsenstein in Graubündten gesammelten Exemplaren, fand ich solche Ährchen, die scheinbar nicht sprofsten. In ihnen folgte auf die zwei glumae die wohlausgebildete erste Blüte und eine zweite, deren palea inf. stark verlaubt und deren Sexualorgane in der Entwickelung zurückgeblieben waren. Ein medianer Schnitt durch die scheinbar normale dritte Blüte zeigte nun zwar auch in der Achsel der ausgewachsenen palea rudimentäre Sexualorgane, liefs jedoch zugleich auch erkennen, dafs auch hier eine wenn schon stark verkümmerte Proles vorhanden sei. Die Achse produzierte noch 2—5 rudimentäre Blättchen, die das Achsenende umhüllten.

In einigen wenigen Ährchen derselben Individuen sah ich jedoch nicht eine erste Andeutung der Bulbille. Die Zahl der Blüten betrug auch hier nur 3—4; die obersten waren in der Regel verkümmert. Eines dieser Ährchen ohne Bulbille, dessen Blüten trotz der Verlaubung der paleae inf. keine Verkümmerung zeigten, wies kräftige Wurzelbildung an der Basis der 2. und 3. Deckspelze auf.

Was die Ausbildung der Blüten bei Poa alpina anlangt, so ist, während bei Poa bulbosa auch beim Vorhandensein einer gröfseren Anzahl von Blüten alle bis zur Geschlechtsreife normal sich entfalten, hier häufig

die 3., und zuweilen auch die 2., wie Goebel richtig bemerkt und wie für die mit fehlschlagenden Bulbillen versehenen Ährchen schon hervorgehoben wurde, rudimentär. Es bleiben die Stamina klein; ihre Antheren kommen bei hohem Grad der Verkümmerung nicht zur Pollenbildung; dennoch zeigen sie wenig Neigung zur Phyllodie. In ähnlicher Weise sind auch die Pistille mit den Narben und die Samenknospe in verschiedenem Grade rückgebildet; es finden sich an Stelle der vielfach verzweigten papillösen Narben unverzweigte mit nur wenigen Papillen; zuweilen kommt die Narbe gar nicht zur Ausbildung; der Fruchtknoten bleibt offen. Der Rückbildung der Carpelle entspricht die der Samenknospe, sie kommt in stark reduzierten nicht zur Entwickelung. Die erste Blüte ist dagegen immer normal beschaffen; nur selten kommt sie nicht zum Aufblühen; die Antheren öffnen sich aber dann häufig noch innerhalb der geschlossenen Blüten und bedecken hierdurch die federigen Narben reichlich mit Pollen. In der Samenknospe entwickelt sich der Embryosack und in ihm die Sexualzellen, die der Beobachtung verhältnismäfsig leicht zugänglich sind und deren Aussehen überdies sich in nichts von dem normaler unterscheidet. Trotzdem kommt es in der Mehrzahl der Fälle nicht zur Embryoentwickelung. Doch fand ich zunächst an jenen obenerwähnten Individuen, bei denen bei der grofsen Hälfte der Ährchen die Bulbillenbildung gehemmt war, fast in jedem Ährchen die Samenknospen der untersten Blüte und einigemale auch die der 2., unzweifelhaft infolge des Befruchtungsreizes, weiter entwickelt. Auf ein und demselben Individuum waren jedoch die Samen auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung stehen geblieben, wie aus der verschiedenen Gröfse derselben sich ergab. In einigen schien, trotz

erfolgter Befruchtung und infolge davon eingetretenen weiteren Wachstums der Samenknospe, das Ei nicht zur Teilung angeregt zu sein. Aber auch vollständig reife Samen mit wohlausgebildetem Embryo und Endosperm fand ich. Da es mir anfangs bei kräftig sprossenden Exemplaren trotz eifrigen Suchens nicht gelingen wollte, Samen zu beobachten, so war ich geneigt, die teilweise Funktionsfähigkeit der Blüten als eine nur den rudimentäre Bulbillen erzeugenden Individuen zukommende Eigenschaft anzusehen. Es gelang mir jedoch endlich auch, in solchen Exemplaren, die höchst kräftig sproſsten, vollständig reife Samen aufzufinden. Selbst in einer uneröffnet gebliebenen Blüte sah ich neben den entleerten Antheren der Staubgefässe einen halbreifen Samen; es war also wohl Selbstbefruchtung eingetreten. Die Keimfähigkeit der Samen konnte noch nicht geprüft werden, da nur Spiritusmaterial zur Verfügung stand. Die nicht sprossenden Individuen waren in den zur Beobachtung gekommenen Fällen durchaus fruchtbar.

Auch Poa alpina kultivierte ich zur Feststellung der Erblichkeitsverhältnisse; eine Anzahl Bulbillen wurde im Herbst in Töpfe gepflanzt und ergab gröſstenteils gegen Weihnacht schwächliche, aber normal blühende Exemplare ohne jede Sprossung; alle Blüten waren fruchtbar. Nur 2 Individuen, die überdies unter denselben äuſseren Bedingungen sich befanden, zeigten ein abweichendes Verhalten; vegetativ besonders kräftig entwickelt, war bei ihnen (wie die Untersuchung des einen ergab), zu einer Zeit, wo die anderen bereits blühten, die Blütenrispe noch nicht einmal angelegt. Das andere, weiter kultivierte, produzierte dann auch später zahlreiche Bulbillen; die Viviparie hatte sich trotz Topfkultur in diesem einen Falle vererbt. Man kann nach der vollständigen Übereinstimmung im

Habitus wohl annehmen, dafs auch das andere Exemplar dasselbe Verhalten gezeigt haben würde. Vom Albulapafs nach hier mitgebrachte Pflanzenstöcke (grundständige Bulbillen) vererbten, in Gartenland gepflanzt, 2 Jahre hintereinander die Sprossung; sie wurden später durch ein Versehen ausgerottet.

Überblicken wir das eigenartige Verhalten beider Pflanzen, so tritt zunächst die Frage an uns heran, welche morphologische Bedeutung ist der Bulbille zuzuschreiben? Aus den angeführten Thatsachen ergiebt sich, wie ich glaube, mit unzweifelhafter Sicherheit das Resultat, dafs die Bulbille weder bei Poa bulbosa, noch bei Poa alpina einer Blüte gleichwertig sei. Für erstere Pflanze bedarf die Behauptung kaum eines besonderen Nachweises, da alle Beobachter in dieser Auffassung übereinstimmen; es mag jedoch darauf hingewiesen werden, dafs weder der Verfolg der Entwickelungsgeschichte, noch der Umstand, dafs die Knospe immer terminal ist, dafür sprechen. Auch die von 0—7 wechselnde Zahl der wohlausgebildeten, zum Vergrünen nicht die geringste Neigung zeigenden Blüten in durchwachsenden Ährchen begünstigt diese Annahme nicht, da es wenig wahrscheinlich, dafs bald die 1., bald die 2., 3., oder die auch in normalen Ährchen selten zur Ausbildung kommende 8. Blüte die vergrünte sein sollte. Auch bei Poa alpina schlofs in allen Fällen, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte, die Bulbille die Achse ab [1]); wennschon es zuweilen — zumal beim Auftreten rudimentärer Knospen — schien, es handele sich um vergrünte Blüten, so ergab genaueres Zusehen doch immer, dafs die Knospe das Schlufsgebilde der Ährchenachse

[1]) Goebel beobachtete hingegen in einem Falle einen Sprofs in der Achsel einer glumae. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Inflorescenzen in Pringhs. Jahrb. XIV.

darstellte. Entsprach die Bulbille einer Blüte, so konnte man erwarten, dafs man innerhalb der in der Entwickelung zurückgebliebenen Blüten die Achse zur vegetativen Blattbildung übergehen sah. Dies war jedoch in keinem Falle zu beobachten; wie weit auch die Blüte zurückgebildet war. Anerkennt man in der Bulbille nicht eine vergrünte Blüte, so bleibt nur noch die Möglichkeit, die Erscheinung als eine vegetative Fort- und Umbildung der Achsenspitze, die in keinerlei Beziehung mit einer Blüte steht, aufzufassen. Ob man diesen Vorgang Durchwachsung nennen will oder nicht, hängt davon ab, welchen Umfang man diesem Begriffe geben will. Frank und Eichler übertragen ihn selbst auf Blütenstände. Goebel scheint gegen eine solche, für knappe Bezeichnungsweise vorteilhafte Erweiterung des Begriffes zu sein. Sachlich genommen ist die von Goebel gegebene Beschreibung des Vorganges gewifs der adäquate Ausdruck für die wirklich gegebenen Verhältnisse. Goebels Bemerkung: „Mit den sonst als Verlaubung und Durchwachsung bekannten Mifsbildungen hat die in Rede stehende Erscheinung nichts zu thun", soll, wie ich sie verstehe, wohl nur bedeuten, es sei nicht eine Durchwachsung in dem Sinne, wie sie vereinzelt in dem einen oder anderen Jahrgange infolge oft nachweisbarer äufserer Bedingungen an verschiedenen Pflanzen auftritt, ohne wie in dem vorliegenden Falle dem Zwecke der Reproduktion zu dienen. Ich kann hierin ihm nur beistimmen, da zumal die Bulbillen bei Poa bulbosa eine dem Zweck der Fortpflanzung ganz eigens angepafste Ausstattung zeigen.

Ungleich schwieriger ist die Beantwortung der in physiologischer Beziehung sich unwillkürlich aufdrängenden Fragen: Sind die viviparen Poen zu den apogamen Pflanzen zu rechnen? Besteht zwischen der Sprofsbildung

und der bei beiden stattfindenden, bei Poa bulbosa zuweilen auch ausbleibenden, in anderen Fällen aber wiederum bis zur gänzlichen Unterdrückung fortschreitenden Verminderung der Zahl der Blüten und der Funktionsunfähigkeit der meisten, oft aller, eine Korrelation oder nicht, und welcher Art ist dieselbe, wenn sie als vorhanden angenommen werden müfste? Sollte sie, was als das Nächstliegende anzunehmen wäre, kausaler Art sein, welcher Vorgang ist alsdann der primäre? Bedingt die aus irgend welcher Ursache auftretende Sprofsbildung innerhalb der sexuellen Regionen den Zeugungsverlust, oder ist erstere die Folge der letzteren? Welche äufsere oder innere Ursache veranlafste wiederum, welche von beiden man auch als die ursprüngliche ansehe, diese, oder wenn sie nicht in kausaler Abhängigkeit stehen sollten, beide? Ist die Aufgabe des normalen Verhaltens eine rasche und plötzliche gewesen, wie das von de Bary für A. filix mas cristatum wahrscheinlich gemacht wurde, oder ist der verschiedene Grad der Um- und Rückbildung, der wenigstens bei der hiesigen Poa zu beobachten ist, der Ausdruck dafür, dafs die Pflanze noch innerhalb des Umwandelungsprozesses in der Richtung vollständiger Aufgabe des normalen Verhaltens steht oder ist er als das Bestreben zu deuten, zu demselben zurückzukehren? Hieran schliefst sich weiter die Frage: Haben die viviparen Poen, indem sie die reguläre Embryobildung aufgaben und dafür die Bulbillenbildung annahmen — dafs sie die erstere ursprünglich besessen und das jetzige Verhalten dieser phanerogamen Pflanzen ein erst im Laufe der Zeit angenommenes ist, kann für jeden auf dem Standpunkt der Descendenztheorie Stehenden wohl als eine des Beweises nicht bedürfende Thatsache angesehen werden — haben sie damit sich in irgend einer, für sie

vorteilhaften Weise an gegebene Verhältnisse angepafst? Oder ist der Verlust der Zeugungsfähigkeit ein Symptom krankhafter Affektion der Pflanzen? Sind die Bulbillen, zumal die der Poa bulbosa, im Besitz ihrer für das Geschäft der Propagation unleugbar so zweckdienlichen Ausrüstung von allem Anfang an gewesen oder haben sie dieselbe, von den bei anderen Pflanzen so oft zu beobachtenden, für den Zweck der Fortpflanzung untauglichen Durchwachsungsformen ausgehend, allmählich erworben? Zuletzt ist auch das verschiedene Verhalten im Punkte der Vererbung genauer ins Auge zu fassen.

Es kann schon jetzt hervorgehoben werden, dafs es nicht möglich sein wird, alle diese Fragen in gleichbefriedigender Weise oder überhaupt nur zu beantworten. So weit es jedoch an der Hand der im Vorhergehenden mitgeteilten Thatsachen möglich ist, soll ein Versuch dazu gemacht werden; gewähren auch die noch so lückenhaften Beobachtungen jetzt noch nicht vollen Aufschlufs, so glaube ich doch, dafs gerade das aller Gesetzmäfsigkeit spottende Verhalten der Poa bulbosa bei weiter fortgesetzter Untersuchung geeignet sein dürfte, uns tiefere Einblicke in das so dunkle Gebiet der Apogamie zu erschliefsen; sie gerade fordert daher auch zu weiteren Studien auf.

Um die Frage, ob die besprochenen Pflanzen zu den apogamen gehören oder nicht, zu entscheiden, wird es notwendig, auf eine von de Bary, dem Schöpfer des Begriffes der Apogamie, selbst gegebene und denselben erläuternde Bemerkung hinzuweisen. Er sagt in seiner schon zitierten Abhandlung: „Die apogamen Farne zeigen durch ihr beschriebenes Verhalten zur Archegonienbildung, dafs die Apogamie gradweise abgestuft sein kann, von der Funktionsunfähigkeit der Form nach völlig ausgebildeter

Sexualorgane bis zum gänzlichen Ausbleiben ihrer ersten Anlage. Sie führen daher zu der schon oben erörterten Vermutung, dafs die gradweise Abstufung noch weiter führen kann, als bei den Farmen gefunden wurde, dafs es vollständig apogame Spezies, resp. Varietäten giebt und unvollständige, d. h. solche mit teils regulärzeugungsfähigen, teils apogamen Individuen.

Vergegenwärtigt man sich das im Vorausgehenden ausführlich geschilderte Verhalten der viviparen Poen, so ist leicht zu erkennen, dafs es nur einer durch die gegebenen Verhältnisse gebotenen, aber sachgemäfsen Erweiterung des Begriffes bedarf, um dieselben den apogamen Spezies subsumieren zu können. Wie die an Isoetes lacustris und echinospora von Goebel beobachteten Erscheinungen eine Ergänzung des Begriffes dahin notwendig machten, dafs selbst die ganze geschlechtliche Generation ausbleiben könne, so fordert das Verhalten nicht nur unserer Poaarten, sondern auch, wie mir aus meinen anderweitigen Untersuchungen an Polygonum vivip. klar geworden ist, anderer phanerogamer Pflanzen und nach Sadebeck vielleicht auch gewisser Farne (Todea?) eine Erweiterung desselben nach der entgegengesetzten Seite, wenn schon freilich damit die für brauchbare Begriffe erforderliche scharfe Begrenzung mehr und mehr verloren geht. Wir haben es jedoch in der Natur, die in Begriffsschemata sich nicht zwängen läfst, wie Goebel [1]) in seiner Erwiderung gegen Čelakowský richtig bemerkt, „mit Dingen, nicht mit Begriffen“ zu thun, müssen diese nach jenen formen und dürfen nicht umgekehrt verfahren.“ Ändert man — und ich trage, nachdem mir Sadebeck in dieser Richtung auf die nur

[1]) K. Goebel, Erwiderung. Bot. Ztg. 1880, pag. 413.

vermutete Fruchtbarkeit einzelner Archegonien von Todea bereits vorangegangen ist, kein Bedenken, dies zu thun — den de Baryschen Satz dahin: „Dass die Apogamie gradweise abgestuft sein könne, von „„der nur teilweisen oder gänzlichen““ Funktionsunfähigkeit „einiger oder aller der Form nach mehr weniger vollständig ausgebildeten“ Sexualorgane bis zum vollständigen Ausbleiben ihrer ersten Anlage,“ so ergiebt sich unter Berücksichtigung des oben angeführten de Baryschen Zusatzes sogleich die volle Berechtigung, die viviparen Poen zu den apogamen Pflanzen zu zählen und zwar würde Poa bulbosa — falls es sich als richtig erweisen sollte, dafs im Freien wirklich keine regulärzeugungsfähigen Individuen vorkommen — zu den vollständig, Poa alpina zu den unvollständigen apogamen zu rechnen sein.

Im Anschlufs hieran mag hervorgehoben sein, dafs die Apogamie (und Viviparie) durch die grundständigen Bulbillen unter allen Umständen, durch die Inflorescenzbulbillen jedoch nur unter Verhältnissen, wie sie in der freien Natur (resp. im Gartenland) gegeben sind, vererbt werden, nicht aber bei Topfkultur. Vielmehr schlägt in diesem Falle — bei Poa bulbosa bisher regelmäfsig, bei Poa alpina nur einmal nicht — die Apogamie in Eugamie um. Durch dieses Verhalten unterscheiden sich die viviparen Poen von allen anderen bis jetzt sicher als apogam erkannten Pflanzenspezies, da es meines Wissens noch bei keiner derselben gelungen ist, zeugungsfähige Nachkommen zu züchten. Nicht unwichtig für die Aufhellung des dunklen Gebiets der Lehre vom Geschlechtsverlust ist ferner die durch die früher beschriebenen Kulturversuche festgestellte Thatsache, dafs die neu erworbene Eugamie auch mehrere Generationen hindurch sich vererbte; es wird dadurch der Gedanke

nahegelegt, dafs sie sich, nachdem sie einmal wieder aufgetreten, vielleicht dauernd erhält, ein Umstand, auf den bei Erörterung der Frage, ob die apogamen Pflanzen im Aussterben begriffene Lebewesen sind, zurückzukommen sein wird.

Fassen wir die einzelnen Spezies jetzt genauer ins Auge, so sieht man, dafs bei den verschiedenen Individuen von Poa bulbosa bis auf die gradweis unvollkommene Ausbildung der Geschlechtsorgane sich fast alle denkbaren Abstufungen des Zeugungsverlustes realisiert finden. Im besonderen liefern jene Individuen der ersteren Spezies, bei denen die Bulbillenbildung alle Blütenentwickelung verdrängt, ein Beispiel der Apogenie und lassen sich, wenn man auch bei den Phanerogamen einen dann allerdings als stark abgekürzt anzusehenden Generationswechsel gelten lassen will, ohne grofsen Zwang den apogamen Isoetespflanzen vergleichen, da auch bei ihnen die Geschlechtsgeneration überhaupt nicht zur Anlage kommt. Auffällig ist der Sprung vom völligen Verlust der Sexualorgane zur blofsen Funktionsunfähigkeit der der Form nach übrigens durchaus normal ausgebildeten Geschlechtswerkzeuge. Sie werden entweder überhaupt nicht angelegt, oder kommen, wenn es geschieht, in gestaltlicher Beziehung zur vollen Entwickelung. Stimmen die hier in Rede stehenden Individuen mit Asp. falcatum überein, so würden die zu vereinzelter Samenbildung kommenden Exemplare ihr Analogon in Todea afrikana finden, wenn sich deren teilweise Fruchtbarkeit bestätigen sollte. Die so mannigfach abgestufte unvollkommene Ausbildung der Sexualorgane von Poa alpina erinnert am ersten an Pteris eretica, bei welchem Farne die Archegonien fast immer unentwickelt bleiben. Stellt man die beiden Poaarten selbst in Parallele, so ist es zu

verwundern und, wie ich glaube, nicht ohne Bedeutung für die der Klärung bedürftige Frage der Apogamie, dafs bei so nahe verwandten Arten ein immerhin stark differierendes Verhalten sich geltend macht.

Wie bei den apogamen Farnen besteht auch bei den viviparen Poen zwischen der Sprossung und der Verminderung resp. dem vollständigen Ausbleiben der Blüten und ihrer teilweisen Funktionsunfähigkeit eine unverkennbar nahe Beziehung. Goebel hat dieselbe für Poa alpina, wie schon in der Einleitung erwähnt, denn auch dahin fixiert, „dass eine Korrelation stattfinde zwischen dem „Auswachsen“ und 1) der Verminderung der Zahl (1—2 statt 4—10) und 2) der Funktionsunfähigkeit derselben, falls die letztere sich allgemein bestätigen sollte.“ Die Thatsachen, auf welche Goebel diese seine Ansicht stützt, sind von mir bis auf den Punkt, dafs in vereinzelten Fällen doch Samenbildung eintritt, bestätigt worden; scheint es auch, als ob die Richtigkeit der von ihm aufgestellten Behauptung, da die ihr zu Grunde liegende Voraussetzung nach meinen Untersuchungen nur zum Teil sich erfüllt hat, zweifelhaft werde, so bin ich doch der Ansicht, dafs bei der Seltenheit, mit welcher es bei auswachsenden Ährchen auch nur in der untersten Blüte zur Samenbildung kommt, darin kaum ein ausreichender Gegengrund gegen die Annahme einer solchen Korrelation gefunden werden kann. Und dies um so weniger, da die von mir neu hinzugefügten Thatsachen nicht nur nichts derselben Widersprechendes enthalten, sondern dieselbe noch eher begünstigen. Es gilt dies zunächst von dem Faktum, dafs beim Eintreten rundimentärer Knospenbildung zwar nicht die Zahl der Blüten vermehrt wird, wie man wohl hätte erwarten können, aber doch die Ausbildung der 1. und

2. Blüte gefördert und die Funktionsunfähigkeit derselben gehoben wird. Aber auch der Umstand spricht dafür, dafs aus Bulbillen gezogene, nicht sprossende Individuen in der Regel normal fruktifizierten. Ebensowenig aber, wie die neugefundenen thatsächlichen Verhältnisse Veranlassung geben, in Gegensatz zu Goebels Auffassung zu treten, ebensowenig Anhalt geben sie aber auch für die Entscheidung der von ihm offen gelassenen Fragen in dem einen oder anderen Sinne. Auch jetzt noch geht aus dem Geschilderten darüber, „welcher Vorgang, ob die vegetative Sprossung oder das Verkümmern der Blüten aber der primäre ist," nichts hervor und man vermag aus dem entwickelungsgeschichtlichen Befund, dafs die Bulbille gleichzeitig mit den Blütenanlagen in die Erscheinung und in ihrer Entwickelung mit ihnen gleichen Schritt hält, nichts für und wider die eine oder andere Auffassung abzuleiten. Noch weniger sind auch jetzt Anhaltspunkte dafür gegeben, zu erkennen, ob die korrelativen Erscheinungen im Kausalnexus stehen.

Anders, im allgemeinen aber auch schwieriger, liegen die Verhältnisse bei Poa bulbosa. Auch bei ihr geht, wie gezeigt wurde, in der Regel eine zeitweilig sich sogar noch weiter als bei Poa alpina erstreckende Verminderung der Blütenzahl mit der Sprossung Hand in Hand; wie bei der alpinen Art ist auch hier teilweise oder vollständige Funktionsunfähigkeit der Geschlechtsorgane fast immer damit verknüpft; auch darin stimmen beide überein, dafs hier wie dort, je nach den Umständen, die Sprossung durch die Inflorescenzbulbillen vererbt oder nicht vererbt wird. Dennoch sind es einige wichtige, bei Poa alpina nicht in Betracht gekommene Gründe, die bei Poa bulb. der Annahme eines korrelativen Verhältnisses zunächst entgegen stehen. Es sind folgende:

Nicht immer ist in den auswachsenden Ährchen eine Reduktion der Zahl der Blüten zu bemerken; dagegen tritt sehr häufig in solchen Individuen, die nicht eine Bulbille hervorbringen, eine solche ein. Ein gleiches gilt von der Funktionsfähigkeit oder -unfähigkeit der Blüten. Mag es auch bei den nicht oder den weniger reichlich proliferierenden Exemplaren im ganzen genommen häufiger zur Samenbildung kommen, als bei den stärker auswachsenden, so ist doch auch nicht zu übersehen, dafs die vollständig apogamen Individuen der Gruppe IV den wenigstens einige Samen produzierenden der Gruppe II hinsichtlich der Zeugungskraft nachstehen. Es ist durchaus nicht eine dem Ausfall der Bulbillenbildung proportionale Zunahme der Samenhervorbringung und umgekehrt, ein der stärkeren Abnahme der Zeugungskraft entsprechendes Umsichgreifen der Sprossung in allen Fällen zu beobachten; ja es tritt sogar die eine Erscheinung, die vollständig oder weniger stark ausgeprägte Apogamie, ohne die andere, die Viviparie, auf.

Trotzdem vermögen die angeführten Thatsachen, schon um der Seltenheit willen, in der sie beobachtet wurden, gegenüber den vorher genannten, die Regel bildenden und eine Korrelation zwischen Sprossung und Zeugungsverlust wahrscheinlich machenden Thatsachen eine gegenteilige Ansicht wohl nicht zu begründen. Auch anderwärts ist zu beobachten, dafs bei üppiger Ernährung die Korrelationsverhältnisse verdeckt sind.

Findet ausreichende Stoffzufuhr statt, so kann neben zahlreichen und wohlausgebildeten Bulbillen auch noch eine verhältnismäfsige grofse Zahl von Blüten angelegt werden und ein Teil derselben wohl auch zur Fruktifikation gelangen. Schwieriger ist mit der Annahme einer Korrelation das Vorkommen apogamer und nicht

sprossender Individuen zu vereinigen. Zu Gunsten eines solchen spricht jedoch der Umstand, dafs zwar nicht an dem betreffenden apogamen Individuum, aber doch oft an den mit ihm aus demselben Stock hervorgegangenen und noch mit ihm im Zusammenhang stehenden Exemplaren die Sprossung vorhanden war. Freilich findet man oft genug auch Rasen, deren 2—3 Blütenrispen in dem Mangel aller Sprossung und Samenbildung übereinstimmen.

Ferner ergab, wie schon früher mitgeteilt wurde, ein im Topf kultivierter, apogamer, nicht sprossender Stock, auch in der zweiten Generation bulbillenlose und apogame Individuen. Man hat jedoch diesen, der Annahme einer Korrelation am stärksten widerstrebenden Thatsachen gegenüber sich zu erinnern, dafs bei den intermediären Formen der Gruppe III die Bulbillenbildung durch alle Übergangsstufen hindurch zuletzt soweit reduziert wird, dafs an einer Inflorescenz nur 3, 2, ja 1 Ährchen auswachsen und bulbillös sich ausbilden. Es liegt nahe genug, sich vorzustellen, dafs in einzelnen Fällen die die Sprossung hemmende Ursache auch die Ausbildung der letzten Bulbille verhindert habe. So betrachtet, erscheint das Vorkommen nicht sprossender apogamer Individuen als das letzte Glied einer Reihe von Erscheinungen, die sich dem Korrelationsgesetz bereits unterordnen liefsen.

Hält man daran fest, dafs zwischen Apogamie und Viviparie eine Beziehung besteht, so fragt es sich, welcher Art sie ist. Der unmittelbar sich aufdrängenden Auffassung des Verhältnisses als eines kausalen stellen sich zunächst dieselben Hindernisse entgegen, wie die, die de Bary abhielten, bei den apogamen Farnen einen kausalen Zusammenhang zwischen Sprossung und Ausfall der Archegonien- und Embryobildung anzunehmen. Die

Sprossung als Ursache des Geschlechtsverlustes zu betrachten, hält er für unzulässig, da ja das Ausbleiben derselben Archegonien- und Embryobildung nicht zur Folge hat; den Ausfall der letzteren glaubt er nicht als Ursache der Sprofsbildung ansehen zu dürfen, weil es eine alltäglich zu machende Beobachtung sei, dafs an den Prothallien regulärer Spezies infolge Ausbleibens der Archegonienbildung Sprossung nicht auftritt. Überdies sei die Annahme eines solchen kausalen Zusammenhanges auch noch aus dem Grunde unstatthaft, weil dabei die nicht zutreffende Voraussetzung gemacht werde, dafs die Prothallien der drei in Rede stehenden Farne die Anlagen der regulärzeugungsfähigen Farne hätten. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den viviparen Poen. Auch hier ist bei den Individuen der Gruppe IV trotz Wegfalls der Bulbillenbildung die Apogamie nicht beseitigt, vielmehr tritt sie oft trotzdem in ausgeprägtester Weise auf. Ihnen sind aber die durch Topfkultur gewonnenen Exemplare gegenüber zu stellen, bei denen mit Aufgabe der Bulbillenproduktion auch die volle Fruchtbarkeit zurückkehrt. Dafs zwischen beiden Extremen widerum alle nur denkbaren Mittelstufen auftreten, wurde früher bereits erörtert.

Andrerseits geht auch durch die Fähigkeit der viviparen Poen, zu dem in früheren Epochen unzweifelhaft ihnen eigen gewesenen normalen Verhalten zurückkehren zu können, eugam zu werden, hervor, dafs ihnen trotz Annahme neuer Eigenschaften die Anlagen regulärzeugungsfähiger Gräser im latenten Zustande erhalten geblieben sind. Bei aller Übereinstimmung unserer Pflanzen mit den apogamen Farnen sind sonach auch bedeutungsvolle Unterschiede zu konstatieren, die ausreichend sein dürften, die Frage, ob kausaler Zusammenhang bestehe oder nicht,

zu entscheiden. Nimmt man, um einen dem menschlichen Geiste immanenten Bedürfnis, bei mit einander verbundenen Erscheinungen Kausalnexus zu vermuten, zu genügen, einen solchen in unserem Fall an, so wird man entweder die Apogamie oder die Sprossung als primären Vorgang ansprechen müssen. Durchaus sichere Anhaltepunkte für die Entscheidung in der einen oder anderen Richtung liegen nicht vor. Doch ist das so oft erwähnte Vorkommen nicht sprossender, aber doch apogamer Individuen nur schwer mit der Vorstellung zu vereinen, dafs die Sprossung die primäre, bedingende Erscheinung sei. Dagegen sind die beobachteten Thatsachen verhältnismäfsig leicht mit der Annahme in Einklang zu bringen, dafs die Sprossung durch die Apogamie veranlafst werde; auch durch anderweite Beobachtungen [1]) wird sie mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht. Es ist bekannt, dafs das Reproduktionsvermögen organischer Wesen relativ leicht aus oft nachweisbaren, noch öfter aber nicht erkennbaren Ursachen erschüttert und gestört wird. So ist es auch leicht denkbar, dafs auch die viviparen Poen durch irgend welchen, jedenfalls nur vermutungsweise angebbaren Vorgang ihrer geschlechtlichen Funktionsfähigkeit verlustig gegangen sind. Dafs sie einstens wie die anderen Gräser in normaler Weise fruktifiziert haben, kann nach dem heutigen Stande der Wissenschaft einem Zweifel nicht unterliegen und ist überdies durch die Erzeugung durchaus fruchtbarer, von apogamen abstammender Individuen in der Topfkultur zum Überfluſs erhärtet.

Da aufser Reduktion der Blütenzahl am häufigsten Ausfall der Samenbildung zu bemerken ist, so kann man unter Zugrundelegung der von Sachs [2]) in seiner Ab-

[1]) cfr. Selaginella Lyallii, Bot. Ztg. 1880, pag. 821.

[2]) Sachs, Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg 1882 pag. 452.

handlung: „Stoff u. Form der Pflanzenorgane“ dargelegten Ansichten annehmen, dafs die zur Blüten- und Embryobildung notwendigen Stoffe gar nicht oder nicht in genügender Menge infolge irgend welcher Einwirkung erzeugt worden sind. Dieses Unvermögen der viviparen Poen ist, wie sich aus der Thatsache ergiebt, dafs die Apogamie unter den in der freien Natur gegebenen Bedingen sich vererbt, unterschieden von der bei anderen Pflanzen zeitweilig auftretenden, dann aber wieder schwindenden Funktionsunfähigkeit der Geschlechtsorgane; es ist bei jenen eine habituelle Erscheinung geworden. Dadurch mag es sich erklären, dafs bei ihnen tiefer eingreifende Veränderungen des Organismus im Laufe der Zeit hervorgerufen wurden, als sie bei nur vereinzelt und zeitweise auftretender Unfruchtbarkeit zu erwarten sind. Dafs der Sprossung ähnliche Erscheinungen auch in diesem Falle zu beobachten sind, ist bekannt genug. Nicht fruktifizierende Individuen zeigen fast immer eine üppigere vegetative Entfaltung als samentragende derselben Art; so ein Ribesstrauch meines Gartens, der über und über mit monströs verbildeten Blüten bedeckt war, aber nur 2 halbreife Früchte brachte, dafür aber aufserordentlich reich verzweigt und durch üppige Blattentwickelung von den übrigen Stöcken unterschieden war.

Das Rätselhafte der bei den viviparen Poen zu beobachtenden Erscheinungen schwindet, wenn man, wie dies Sachs zur Erklärung des „morphologisch mystischen“ Verhaltens der apogamen Farne that, sich vorstellt, dafs je nach dem einzelnen Fall entweder die Bildung aller reproduktiven Substanz, die sich sonst zur Blüte, ihren Sexualorganen und dem Embryo ausgestaltet oder — bei blofsem Ausfall der Samenbildung — nur die Bildung der „spezifisch eigentümlichen Substanz, welche unmittel-

bar bei dem Befruchtungsakte selbst thätig ist.“ unterbleibt, und die gewöhnlich „in der befruchteten Eizelle sich ansammelnde sprofsbildende Materie“ in den derselben benachbarten Zellkomplexen sich aufhäuft und zur Bulbillenbildung verwendet wird. Wollte man gegen diese Auffassung als Einwand geltend machen, dafs es bei den apogamen und nicht sprossenden Individuen trotz seit langem vererbter Apogamie zu so tiefgreifenden Änderungen nicht gekommen, so ist dem entgegenzuhalten, dafs diese Erscheinung bei den viviparen Poen, deren Organisation man sich auf Grund der beobachteten Thatsachen als gleichsam im Zustande leicht zu störenden labilen Gleichgewichts befindlich vorstellen kann, nicht befremden darf.

Es sind die Exemplare der Gruppe IV, näher betrachtet, von den Individuen der mittleren Gruppen nicht mehr verschieden, als die der I. von denselben. Während zur Erklärung des Verhaltens der nur Bulbillen erzeugenden Individuen angenommen werden mufs, dafs die zur Blütenbildung und zur Vollziehung der Befruchtung notwendigen Stoffe überhaupt nicht, die „sprofsbildende“ Materie aber in um so gröfserer Menge sich ausbildet, so wird der Wegfall der Bulbillenbildung dadurch verständlich, dafs man sich vorstellt, die die Erzeugung der Reproduktivstoffe hemmende Wirkung habe sich im stärkeren Grade auf die zur vegetativen Ausbildung des Embryo notwendige Substanz erstreckt. Die aufserordentliche Verschiedenheit der einzelnen Poaindividuen, von der eben auch, um mit de Bary zu reden, gilt, dafs „sie aller Beschreibung spottet,“ macht so wie so, wenn man sie auf ihre Ursachen zurückführen will, es notwendig, sich die wirkenden Kräfte variabel zu denken.

Macht man den Versuch, äufsere Ursachen aufzu-

finden, die ihrerseits wieder den Geschlechtsverlust herbeigeführt haben könnten, so wird man bei Poa alpina, die ich in den Alpen zum rauhen Albulapafs aufsteigen und an der Stilfser Strafse nahe dem Joche noch gedeihen sehen konnte, darauf geführt, in den klimatischen Verhältnissen ein äufseres Agens zu vermuten, das eine eigenartige innere Disposition zu dem exzeptionellen Verhalten der Pflanze geschaffen haben könnte. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wächst für den, der, wie bei einiger Aufmerksamkeit ihm nicht entgehen kann, als treuen Begleiter des alpinen Grases das sich ähnlich verhaltende, selbst die Nähe der Gletscher nicht scheuende Polygonum viviparum immer und immer wieder erkennt. Über das Wie der Einwirkung Meinungen auszusprechen, dazu geben die beobachteten Thatsachen nicht die ausreichende Grundlage. Welche äufseren Bedingungen hingegen bei Poa bulbosa, die nicht wie die alpine Art vor ihren Verwandten irgend eine besondere Art des Vorkommens voraus hat, eine so tiefgreifende Erschütterung des gesamten inneren Organismus hervorzubringen vermochten, dies e Frage zu beantworten macht gröfsere Schwierigkeiten. Zunächst mufs gegen die durch Buchenaus Versuche mit Juncaceen nahe gelegte Vermutung, dafs nur übergrofse Feuchtigkeit, wie bei jenen Pflanzen, so auch bei der Poa bulbosa, die Durchwachsungserscheinungen immer wieder von neuem spontan hervorrufen könnte, hervorgehoben werden, dafs das Vorkommen der die Sprossung so ausgeprägt zeigenden hiesigen Pflanze auf vorwiegend trockenem Boden ebensowenig dafür spricht, wie die durch die Kulturversuche konstatierte Thatsache, dafs bei gleichmäfsiger Behandlung hinsichtlich der zugeführten Wassermengen von Inflorescenzbulbillen der alpinen Poa nicht sprossende und bul-

billentragende erhalten wurden. Hiermit soll freilich nicht die Möglichkeit ausgeschlossen werden, dafs diese Ursache nicht früher einmal auf die Pflanze vielleicht eingewirkt hätte. Auch die Thatsache, dafs, bis auf die oben angezogene Ausnahme bei Topfkultur Inflorescenzbulbillen immer normale, grundständige ausnahmslos proliferierende Exemplare ergeben, ist damit unvereinbar. Sollten, wie durch Poa alpina nahe gelegt wird, klimatische Einflüsse die Apogamie auch bei Poa bulbosa hervorgerufen haben, so würden die während der „Eiszeit" gegebenen klimatischen Bedingungen am ersten denen gleichen, unter denen wir die nahe verwandte Poa alpina noch heute finden. Jedenfalls wäre es für die Aufklärung der Entstehung der Apogamie von hohem Interesse, wenn konstatiert werden könnte, ob in der arktischen (antarktischen) Zone Viviparie etwa besonders häufig anzutreffen ist. Ausdrücklich mag jedoch hier sogleich bemerkt werden, dafs klimatische Zustände bei anderen viviparen, zumal den kultivierten Pflanzen (Armoracia, Diosc.) erst in zweiter Linie in Betracht kommen.

Hinsichtlich der Vererbung ist auf den oft berührten Unterschied hinzuweisen, der zwischen im Freien (Gartenland) gewachsenen Pflanzen und solchen in Töpfen gezogenen sich zeigte. Bei ersteren wurde die Viviparie immer, bei letzteren nur durch die grundständigen immer, durch die Inflorescenzbulbillen dagegen in der Regel nicht vererbt. Es macht sich ein Einfluſs der äufseren Bedingungen nur auf die Inflorescenzbulbillen bemerkbar, der um seiner Einseitigkeit willen schwer verständlich ist. Wie kommt es, dafs nur die Inflorescenzbulbillen sich — allerdings nicht ausnahmslos — anders verhalten? Gleich Samen vererben sie, obschon sie vegetative Bildungen sind, ein neu erworbenes Merkmal nicht. Dagegen zeigen

die aus der vegetativen Region stammenden Knospen demselben Merkmal gegenüber unter den verschiedenartigsten Bedingungen das Knospen für gewöhnlich zukommende Verhalten. So verführerisch der Gedanke ist, den Inflorescenzbulbillen um des Ortes ihrer Entstehung willen Eigenschaften, wie sie bei Samen sich finden, zuzuschreiben, so mufs derselbe doch zurückgewiesen werden, da die vegetative Materie, sie möge in einer Region der Pflanze gestaltend wirken, in welcher sie wolle, doch immer als von der reproduktiven verschieden angenommen werden mufs. Es liegt wohl näher, das abweichende Verhalten, das bei Topfkultur sich geltend macht, darauf zurückzuführen, dafs in Töpfen gezogene Pflanzen sich, verglichen mit im Freien wachsenden, überhaupt unter ungleich ungünstigeren Bedingungen befinden und hiervon die Inflorescenzbulbillen am stärksten betroffen werden, da Pflanzenstöcke mit grundständigen Knospen bereits über ein wohlausgebildetes Wurzelsystem und über gröfsere Mengen von Reservenahrungsstoffen verfügen. Kärgliche Ernährung mag den innerhalb der Pflanze stattfindenden Widerstreit zwischen den beiderlei Vererbungskräften zu Gunsten der älteren von beiden entscheiden; oder nach der Sachsschen Theorie: Durch minder reichliche Ernährung wird die Ausbildung der bei der Befruchtung thätigen reproduktiven Substanz gefördert, wofür die allgemein zu machende Beobachtung spricht, dafs Samenbildung bei dürftiger Ernährung am sichersten eintritt. Hiermit stimmt auch zusammen, dafs im Freien die scheinbar normalen Individuen von Poa bulbosa mit den meisten Samen fast immer in der unmittelbaren Nähe des Weges, im Schatten der Bäume, mit einem Wort auf wenig fruchtbarem Boden zu finden waren. Sollten im Freien auch wirklich normale Poapflanzen vorkommen, so

würden sie wahrscheinlich Inflorescenzbulbillen entstammen, die unter ungünstigen Vegetationsbedingungen keimten.

So mag auch die auffällige Erscheinung, dafs aus 2 Inflorescenzbulbillen von Poa alpina vivipare Individuen gewonnen wurden, in zufällig günstigen Ernährungsverhältnissen ihren Grund haben. Ihre üppige Entfaltung liefs mich schon vor dem Aufblühen vermuten, dafs sie vivipar werden würden; man geht wohl nicht fehl, wenn man ihr kräftiges vegetatives Wachstum, das schon vor der Anlage der Blütenrispe deutlich ausgesprochen war, auf besonders günstig beschaffenen Boden zurückführt.

Ob beide Pflanzen als krankhaft affizierte anzusehen seien, die mehr und mehr der sexuellen Zeugung, eines Vorganges, den die Natur mit Aufwendung der sinnreichsten und teils hochkomplizierten Einrichtungen fast allen, selbst sehr niedrig stehenden Klassen zu sichern suchte, verlustig zu gehen drohen und ob sie damit benachteiligt sind, oder ob sie, indem sie einerseits den geschlechtlichen Modus der Fortpflanzung in einem Teil der Individuen sich erhielten, und andererseits die neue ungeschlechtliche Propogationsweise sich neu aneigneten, damit für den grofsen Konkurrenzkampf ums Dasein besser ausgerüstet worden sind, dies zu entscheiden, stöfst auch bei den viviparen Poen auf grofse Hindernisse. Bei Poa alpina würde am ersten vermutet werden können, dafs ihr die angenommene Gewohnheit beim Emporsteigen in hohe Regionen, wo nicht immer die zur vollen Ausreifung des Samens notwendige Wärme, zumal in früherer Zeit, in der die Gletscher noch ein gröfseres Terrain beherrschten, disponibel ist, einen Vorrang vor anderen Konkurrenten geben könnte; aber bei Poa bulbosa liegt auch hier die Sache anders. Ihr steht jetzt eine zur

Samenbildung voll ausreichend hohe Temperatur zur Verfügung. Und dann, erscheint es nicht vollständig nutzlos und wie Verschwendung, wenn sie eine so grofse Zahl wohlausgebildeter, aber nicht samenansetzender Blüten erzeugt, ja wenn sie Rispen produziert, die weder zur Frucht noch zur Bulbillenbildung kommen?

Während also für Poa alpina die erworbene Eigenschaft als eine nützliche angesehen werden könnte, müfste sie bei Poa bulbosa als eine den veränderten Zuständen nicht mehr entsprechende, die Pflanze also benachteiligende betrachtet werden. Andererseits kann nicht übersehen werden, dafs es ihr trotz alledem gelingt, das einmal betretene Terrain sehr bald vollständig zu okkupieren; am hiesigen „Wall“ und „am Weinberg“ (Felsenpartie am Wege nach der „weiten Bleiche“) wenigstens drängt sich Rasen an Rasen an den Stellen, von denen sie einmal Besitz ergriffen.

Der verschiedene Grad der Umbildung, der bei Poa bulbosa im Vorkommen aller nur denkbaren Zwischenstufen zwischen solchen Pflanzen, die nur Sprossung und keine Blütenbildung zeigen, und solchen, die durchaus normal sind, sich dokumentiert, könnte als Ausdruck des Bestrebens gedeutet werden, entweder zum normalen Verhalten zurückzukehren oder dasselbe ganz aufzugeben. Der Umstand, dafs gewisse Ernährungsverhältnisse die Rückkehr zur Eugamie bewirken, läfst es nicht unwahrscheinlich erscheinen, dafs unter ihr günstigen Bedingungen diese Rückkehr auch in der freien Natur erfolgen und durch Vererbung erhalten bleiben könnte. Nur länger fortgesetzte Beobachtung wird die Möglichkeit an die Hand geben, hierüber sicheren Aufschlufs zu erhalten.

II. Polygonum viviparum L.

Von dieser Pflanze, die uns um der bei ihr auftretenden Viviparie willen interessiert, sagt H. Müller:[1]) „Diese Polygonumart bietet ein bemerkenswertes Schwanken sowohl in der Länge als in der Entwickelung der Staubgefäfse und Griffel dar und zeigt in verschiedenen Gegenden ein verschiedenes Verhalten. Sie ist daher besonders geeignet, uns verständlich zu machen, wie innerhalb derselben Gattung so verschiedene Bestäubungseinrichtungen, wie z. B. die des lang- und kurzgriffeligen P. fagopyrum und des ausgeprägt proterandrischen P. Bistorta aus derselben Stammform sich entwickeln können.“[1]) Nach dem genannten Forscher ist sie durch die weitgehende Differenzierung ihrer Sexualorgane, die sich darin ausspricht, dafs neben rein männlichen und rein weiblichen Stöcken auch solche mit Zwitterblüten und zwar homogamen wie proterandrischen vorkommen, sowohl auf das beste der Befruchtung durch Insekten angepafst als auch imstande, sich selbst zu befruchten. Inwieweit die Pflanze durch diese vielseitige und vollkommene Anpassung ihr angestrebtes Ziel, wirkungsvolle Befruchtung sich zu sichern, erreiche, darüber scheint Müller Untersuchungen nicht angestellt zu haben, doch giebt er an:[2]) „Ricca bezeichnet auffallender Weise auch diese Polygonumart als honiglos und giebt aufserdem an, sie sei wenig fruchtbar und ersetze ihre Sterilität durch grofse Produktion von Bulbillen.“ (Atti XIV. 3.)

---

[1]) H. Müller, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881, pag. 180.

[2]) l. c. pag. 182.

Es liegt uns somit — da wiederholte Nachuntersuchung von meiner Seite die oben angeführten Thatsachen nur als voll richtig bestätigen konnte — eine höchst merkwürdige und widerspruchsvolle Erscheinung vor, deren Klärung ebenso sehr im Interesse der durch Darwin, Fr. und H. Müller, Hildebrand, Delpino und Axell neu belebten und ausgebauten Sprengelschen Blumentheorie wie in dem der jungen Lehre vom Zeugungsverlust liegt.

Auf die Beschreibung der Bulbillen selbst einzugehen, kann ich mir, nachdem früher Meifsner, [1]) dann Peter-Petershausen, [2]) und in neuester Zeit Drude, [3]) und Eichler [4]) den Bau der fertigen Bulbille eingehend mit Benutzung von Abbildungen erörtert und bei der Einfachheit desselben zu durchaus übereinstimmenden Resultaten gekommen sind, wohl erlassen. Da Meifsner einen Übergangsfall der Bulbillenbildung zur Blütenbildung beobachtete, so schien der Verfolg der Entwickelungsgeschichte der „Inflorescenzknöllchen“ Aufschlüsse über die Beziehung zwischen Blüte und Knolle zu versprechen. Ich fand jedoch in allen untersuchten Fällen, dafs das Wachstum der letzteren ein rein vegetatives war. Auch die zwischen Blüten vorkommenden Bulbillen zeigen von Anfang an den Bildungsmodus der tiefer an der Ähre stehenden. Was die örtliche Ausdehnung der Bulbillenbildung anlangt, so war bei der hier kultivierten Gartenform, die von der alpinen wild-

[1]) Meifsner, Monogr. gen. Polygoni prodromus. pag. 20. Taf. V.

[2]) Peter-Petershausen, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte etc. Hameln 1876.

[3]) Drude, Die Morphologie der Phanerogamen, pag. 579 etc. im Handbuch der Botanik von A. Schenk Bd. I.

[4]) Eichler, l. c. pag. 173.

wachsenden Pflanze sich durch auffallend bedeutendere Gröfse unterscheidet, in der Mehrzahl der Fälle nur die untere Hälfte der Ähre davon ergriffen. Seltener fanden sich aufserdem noch vereinzelte Bulbillen innerhalb der oberen, blütentragenden Region, zuweilen nahe dem Ende der Inflorescenzachse, das sehr häufig schon im Knospenzustande verwelkt war. Nur an vereinzelten Exemplaren war alle Blütenbildung unterdrückt. Häufiger war diese Erscheinung an den alpinen Pflanzen anzutreffen; es hat mir den Eindruck gemacht, als ob die in gröfserer Höhe wachsenden Pflanzen sie im allgemeinen auch öfter gezeigt. Blütenähren ohne Bulbillenbildung konnte ich nie beobachten. Die Untersuchung der Blüten von Pol. vivip. ergab ein im wesentlichen mit den Beobachtungen von Müller [1]) übereinstimmendes Resultat. Ich fand wie er Stöcke mit homogamen Zwitterblüten und rein weibliche. Viele Blüten derselben zeigten jedoch keine hervorragenden Pistille; nähere Untersuchung ergab, dafs dies nicht immer den Grund darin hatte, dafs die Stempel kürzer als die Blumenblätter waren (siehe Müller, Alpenblumen Fig. 69 c.), sondern häufig dadurch bewirkt wurde, dafs die oft doppelt so langen Griffel entweder vertrocknet oder bei sonst normaler Ausbildung S-förmig gewunden waren; die Zahl derselben wechselte zwischen 2 und 5, nur dafs 3 in der Mehrzahl der Fälle vorhanden waren. Rein männliche Exemplare zu beobachten ist mir nicht gelungen; zwar fand ich (an Spiritusmaterial) oft genug einzelne Blüten mit gut ausgebildetem Fruchtknoten ohne Griffel; doch machte die Sache den Eindruck, als seien dieselben vorhanden gewesen und auf mechanischem Wege

[1]) H. Müller, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881, pag. 180—182.

verloren gegangen. Bei der Zuverlässigkeit der Müllerschen Beobachtungen kann jedoch wohl das Vorkommen derselben als sicher ausgemacht angesehen werden. Er fand bei Madulein „zwitterblütige Stöcke mit allen Abstufungen der Verkümmerung der Stempel bis zu rein männlichen Blüten und Stöcken.“ Polyg. vivip. ist nach der von Darwin [1]) geschaffenen Terminologie zu den „polygamen“ zu zählen und ist offenbar wie aus dem Auftreten der mannigfaltigen „Abstufungen“ und Übergangsformen geschlossen werden darf, im Begriff, sich in eine „diöcische“ zu verwandeln. Auch bei Polyg. vivip. sind die Corollen der weiblichen Blüten kleiner als die der Zwitterblüten. In den ersteren sind in der Regel, wennschon nicht ausnahmslos, die sehr kurzen Staubgefäfse auch sonst kümmerlich beschaffen. Die Antheren sind in den meisten Fällen vertrocknet und enthalten jedenfalls funktionsunfähigen Pollen; in einzelnen Blüten fanden sich jedoch prall mit Pollen gefüllte Antheren. Die Beschaffenheit der Stamina der Zwitterblüten ist meistenteils, wie es scheint, eine normale. Die Funktionsfähigkeit auch der gestaltlich gut ausgebildeten Sexualorgane ist aber doch eine vielfach gestörte. An hiesigen im Gartenland kultivierten Individuen konnte ich im ersten Sommer nicht einen Samen auffinden, obschon zwitterblütige und weibliche Stöcke unter einander standen. Da bei der auf Kreuzbefruchtung angewiesenen Pflanze Mangel an Insektenbesuch die Ursache der Unfruchtbarkeit sein konnte, mufste mir daran liegen, sie an ihrem natürlichen Standort zu beobachten. Doch auch

---

[1]) Ch. Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der männlichen Art. Aus dem Engl. übers. v. J. V. Carus, Stuttgart. 1877.

in den Alpen, wo Pol. vivip. nach Müller von einer grofsen Anzahl der verschiedensten Insekten eifrig besucht wird, wie ich mich ja auch selbst überzeugen konnte, fand ich die Pflanze in den meisten Fällen unfruchtbar. In einer Höhe von über 2000 m (oberhalb der Windacher Alp, am Albulapafs) konnte ich trotz angestrengten Suchens zu einer Zeit (Ende Juli, Anfang August), da sie im Abblühen begriffen war, Samen nicht entdecken. Auf dem Wege zum Piz Languard (unterhalb der Schäferhütte) und unterhalb Weifsenstein (Graubündten) fand ich die ersten teilweis fruchtbaren Ährchen.

Die auch von anderen Beobachtern (Ricca etc.) konstatierte Unfruchtbarkeit kann nach dem Gesagten nicht wohl auf Rechnung ausbleibenden Insektenbesuchs gebracht werden; um zu prüfen, ob die immer auftretende Bulbillenbildung vielleicht den Ausfall der Samenbildung veranlasse, wurden an 6 Gartenexemplaren vorsichtig so frühe, als die Operation auszuführen möglich war, alle Bulbillen entfernt; die übrigen blieben intakt. Die letzteren brachten wieder keinen Samen. Obschon die anderen, trotz des operativen Eingriffes kräftig gediehen, war doch nur eines fruchtbar; von 20 vorhandenen Blüten erntete ich 4 Samen. Entscheidende Bedeutung mag ich diesem Versuche nicht beimessen, da bei seiner Anstellung leider nicht auf die Geschlechtsverhältnisse der operierten Pflanzen geachtet und ferner künstliche Befruchtung nicht angewendet wurde; immerhin geht aus ihm doch mit einiger Wahrscheinlichkeit hervor, dafs die Bulbillenbildung wohl nicht die Ursache des unzweifelhaft auch bei Pol. vivip. vorliegenden Zeugungsverlustes ist. Diesen anzunehmen wird solange gestattet sein, solange nicht nachgewiesen ist, dafs die von Müller als Besucher unserer Pflanze genannten Insekten zur Vermittelung der

Kreuzbefruchtung untauglich sind (die bei den homogamen Zwitterblüten mögliche Selbstbefruchtung könnte man ohne Bedenken als unwirksam annehmen).

Sehr wahrscheinlich steht die bei Polyg. vivip. auftretende, durch die Knollen [1]) sich vererbende Apogamie im Zusammenhang mit dem Bestreben dieser Pflanze, aus der Zwitterblütigkeit zur Diöcie überzugehen. Die damit verbundene Störung des ursprünglichen Gleichgewichts kann leicht unter Mitwirkung äufserer Einflüsse, die auch hier wohl klimatische gewesen sein dürften, die teilweise Funktionsunfähigkeit der sexuellen Organe herbeigeführt haben. Die Bulbillenbildung würde sich alsdann auch hier bei den viviparen Poen als sekundäre Erscheinung darstellen; das durch den Ausfall der Samenbildung überschüssig gewordene Bildungsmaterial hat Veranlassung zur Bulbillenerzeugung gegeben.

Dafs in den Alpen in den bedeutenderen Höhen das Reproduktionssystem vieler Pflanzen in nachteiliger Weise beeinflufst wird, ist eine schon von Müller [2]) gemachte Beobachtung. Bei Sedum repens, Draba aizoides, Stellaria cerastioides, Lloydia serotina, Saxifraga bryoides, Cherleria sedoides etc. waren häufig die Sexualorgane nicht in normaler Weise ausgebildet. Auch ich fand Polyg. Bistorta am Silser See (Engadin) wenig fruchtbar.

Da in den hohen Alpenregionen, wo Pol. vivip. mit Vorliebe sich ansiedelt, bei der Kürze der Vegetationszeit vollständige Ausreifung des Samens nicht immer gesichert ist, so fällt es schwer, sich darüber zu entscheiden, ob unsere Polygonumart durch Aufgabe der sexuellen Fortpflanzung, die ja keine vollständige ist, und keine bleibende zu sein braucht, geschädigt worden ist.

---

[1]) Die Samen erwiesen sich bis jetzt nicht als keimfähig.

[2]) l. c. pag. 542.

Ebensogut könnte man in der Erwerbung der neuen Propagationsweise eine vorteilhafte Anpassung an die gegebenen Verhältnisse erblicken. Sollte die letztere Annahme das Richtige treffen, so wäre in Polyg. vivip. ein interessantes Beispiel vielseitiger Adaptionsfähigkeit gegeben. Erst der Kreuzbefruchtung sich anpassend, adaptierte sie sich (wohl später) bestimmten klimatischen Zuständen. Ich halte es nicht für unmöglich, dafs zweckmäfsiger experimenteller Behandlung es gelingt, sie eugam zu machen.

Dafs vegetative Knollenbildung überdies nicht immer mit Apogamie vergesellschaftet aufzutreten braucht, beweisen Atherurus ternatus Tournef. und Ficaria ranunculoides Roth.

Atherurus ternatus Tournef.

Atherurus ternatus Tournef. kann, obschon es bei ihm sehr häufig nicht zur Samenbildung kommt, doch nicht zu den apogamen Pflanzen gerechnet werden. Die Unfruchtbarkeit beruht auf dem Umstand, dafs Selbstbefruchtung ohne Folgen bleibt und die Kreuzung wegen Mangels geeigneter Insekten sehr oft unterbleibt.

In insektenreichen Sommern fand ich die im Freien wachsenden Individuen durchaus fruchtbar, während die in der Stube gezogenen, im übrigen kräftig gediehenen Pflanzen nicht einen Samen ansetzten; auch künstlich befruchtete kamen zu normaler Embryoentwickelung. Den Knollen, die von A. Hansen [1]) als exogene Bildungen erkannt wurden, scheint somit die Aufgabe zuzufallen, bei Ausfall der Samenbildung für die Fortpflanzung zu

[1]) A. Hansen, vergl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Frankfurt a/M. 1881, pag. 18.

sorgen. Dafs Knollenbildung, vegetative Sprossung überhaupt und zeitweilig reiche Embryobildung einander nicht unbedingt auszuschliefsen brauchen, wird durch Atherurus tern. aufs deutlichste gezeigt. Doch dürfte darin ebensowenig ein Gegenbeweis gegen die Richtigkeit der zur Erklärung des Verhaltens der viviparen Poen angewendeten Sachsschen Theorie zu erblicken sein, da ja auch hier der immerhin oft erfolgende Ausfall Anstofs zur Bulbillenproduktion gegeben haben kann.

Auch

Ficaria ranunculoides Roth

die durch Wurzelknollen, deren Bau von Irmisch [1]) in zutreffender Weise beschrieben wurde, in der Regel sich fortpflanzt und an sonnigen Stellen meines Gartens vier Jahre hindurch sich durchaus unfruchtbar erwies, produziert an schattigen, wasserreichen Standorten (wie es auch Irmisch [2]) an seinen Exemplaren schon fand) keimfähige Samen, wenn schon in hiesiger Umgebung immerhin nicht in so reichem Mafse, wie die mit ihm verwandten anderen Ranunculaceen. Nach gefälliger brieflicher Mitteilung von Hrn. Prof. Dr. Goebel scheint sie anderwärts reichlicher zu fruktifizieren. Die Embryoentwickelung stimmt in ihren ersten Stadien mit der anderer dicotyler Pflanzen überein; es kommen 2 Cotylodenarblätter zur Anlage, von denen das eine sich aber nur kräftig entwickelt und als Saugorgan funktioniert;

[1]) Th. Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphol. der Gewächse. Halle 1854. I. Ranunculus Ficaria. pag. I ff.

[2]) Th. Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen. Halle 1854.

das andere bleibt auf früher Stufe der Entwickelung stehen.[1])

Anhangsweise sei noch der viviparen

Fourcroyaarten

gedacht, deren Bulbillen von Eichler[2]) neuerdings genauer untersucht wurden. Während Braun sie als accessorische oder Beiknospen der Pedicelli ansah, verhält sich die Sache nach Eichler folgendermafsen: „Die Pedicelli bilden an den Rispenzweigen 2—3 gliedrige sitzende Schraubeln, die im ganzen sowohl, wie an jeder Auszweigung mit einem schuppenförmigen Deckblatt versehen sind; blofs die ersten Auszweigungen nun bilden sich zu (fertilen oder sterilen) Blütenstielen aus, die letzte wird regelmäfsig zur Bulbille.“[3]) In den Achseln der die dicht geschlossene Knospe bildenden Niederblättern entstehen ähnlich wie bei den viviparen Poen sekundäre Bulbillen; bei F. undulata ist die Blütenbildung bis auf Anlegung einzelner entweder verkümmerte Blütenknospen tragender oder steriler Pedicelli ganz unterdrückt; bei F. Roezlii kommen Blüten noch zur Ausbildung, deren Geschlechtsverhältnisse jedoch nicht untersucht sind. F. gigantea zeigt ein abweichendes Verhalten, da bei ihr die Bulbillen unmittelbar in den Achseln der Deckblätter stehen. Nach Schacht sind die Blüten von F. gigantea „mit gut ausgebildetem Blütenstaub und normalen Samenknospen versehen, denen sogar die Keimkörperchen nicht fehlen.“ Doch setzen sie nach ihm „niemals an“; auch Goebel[4]) beobachtete neuerdings in

[1]) Siehe auch Goebel, Lehrbuch der System. pag. 506.
[2]) Jahrb. d. Königl. Bot. Gartens. Bd. I. pag. 172.
[3]) l. c. pag. 172.
[4]) Briefliche Mitteilung.

Ceylon und Java an kultivierten Exemplaren derselben Spezies, dafs die riesigen Inflorescenzen mit Hunderten grofser Blüten keinen Samen ansetzen. Die Brutknospen sollen noch ein volles Jahr auf dem mit ihnen übersäeten Blütenschaft verbleiben. Aus den herabgefallenen, schon mit Wurzeln versehenen Bulbillen entstehen ringsum um die gewöhnlich absterbende Mutterpflanze „viele Tausende“ junger Pflanzen.

Es liegt hier offenbar ein ausgeprägter Fall der Apogamie vor, der wohl genauere Prüfung lohnen würde.

Druck von C. H. Schulze & Co. in Gräfenhainichen.